

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.



QL366
.A6





Archiv
für
Protistenkunde

Begründet von

Fritz Schaudinn

herausgegeben von

Max Hartmann und **Adolf Pascher**
Berlin Prag

48. Band

Mit 163 Abbildungen, 2 Karten und 1 Tabelle im Text und 21 Tafeln



Jena
Verlag von Gustav Fischer
1924

Printed in Germany

Digitized by Google

179203

QL366
.A6

Alle Rechte vorbehalten.

Zool 7-15-26

Digitized by Google

Inhaltsübersicht.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 6. Juni 1924.)

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 15. Juli 1924.)

Digitized by Google

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Lund.)

Untersuchungen über Monocystideen in den Vesiculae seminales der schwedischen Oligochaeten.

Von

Herved Berlin.

(Hierzu Tafel 1—6 und zwei Karten im Text.)

I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist das Resultat einer Untersuchung, die ich während der letzten fünf Sommer vorgenommen habe. Anfangs war es meine Absicht nur die polycystiden Gregarinen zu untersuchen. Im Laufe der Arbeit aber fand ich, daß viele Fragen betreffs der Monocystideen noch nicht aufgeklärt sind; da außerdem diese Gruppe, wie ich gefunden habe, in Schweden durch eine besonders interessante Fauna vertreten ist, während die polycystiden Gregarinen durch eine verhältnismäßig arme Fauna repräsentiert zu sein scheinen, entschloß ich mich die Monocystideen zuerst etwas näher zu untersuchen. Die Polycystideen werde ich später zum Gegenstand weiterer Untersuchungen machen.

Es ist mir eine sehr angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, dem Direktor des hiesigen Instituts, Herrn Prof. Hans Wallengren, meinen wärmsten Dank auszusprechen, sowohl für seine Anregung zu den Gregarinenuntersuchungen überhaupt, als auch für seine zuvorkommende, stetige Hilfe mit Rat und Tat und für das rege Interesse, mit welchem er diese Untersuchung verfolgt hat. Auch bin ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Oscar Carlgren, für seine Unterstützung durch gute Ratschläge

Digitized by Google

vielen Dank schuldig. Den vielen anderen, welche in der einen oder anderen Weise meine Untersuchung gefördert haben, spreche ich hier meinen Dank aus, so vor allem dem Direktor des Botanischen Gartens in Kristiania, Herrn Prof. Dr. N. WILLE, für seine Erlaubnis in dem Botanischen Garten Vergleichsmaterial für die Untersuchung zu holen, dem Herrn Dr. TAGE LINDGREN für größere Sendungen von Lumbriciden aus Smedby, dem Herrn Doz. Dr. HARALD NORDQUIST für Material aus Aneboda, dem Herrn Assistenten, Kand. A. GÄRSNER für verschiedene Materialsendungen aus Kågeröd und Arild.

Auch muß ich hier der „Kungl. Fysiografiska Sällskapet“ meinen Dank aussprechen für die Erteilung von zwei Stipendien, wodurch diese Untersuchung gefördert wurde.

Um die Resultate dieser Untersuchung zu sichern, muß hervorgehoben werden, daß die Abhandlung in der Zeitschrift der „Kungl. Fysiogr. Sällskapet“ im April 1922 zum Druck gemeldet wurde, daß sie aber dort wegen Anhäufung von Manuskripten im Anfang dieses Jahres nicht veröffentlicht werden konnte.

II. Probleme der Untersuchung.

Zunächst habe ich bei der vorliegenden Untersuchung das Ziel verfolgt, eine so gründliche Kenntnis wie möglich über die schwedische Monocystideenfauna zu erhalten. Natürlicherweise fing ich mit der Untersuchung der Fauna von Lund an. An und für sich gab diese Untersuchung sehr gute Resultate. Mehr und mehr wurde ich aber bei dieser Arbeit von der großen Bedeutung eines komparativ faunistischen Studiums überzeugt. Einerseits gab es nämlich Gregarinen, die in Lund äußerst selten zu sein schienen und deren Einreihung im System dadurch viele Schwierigkeiten darbot, andererseits könnte man natürlich durch eine Untersuchung von nur einer Gegend gar keine allgemeine Kenntnis von der schwedischen Monocystideenfauna überhaupt gewinnen, denn die Arten, die in der Umgebung von Lund häufig vorkommen, könnten in anderen Gegenden seltener sein, und umgekehrt. Außerdem könnten ja andere Arten in verschiedenen Gegenden vorkommen. Um Klarheit hierüber zu gewinnen, habe ich also mehrere lokale Faunen untersuchen müssen. Insgesamt habe ich Wirtstiere aus 22 Gegenden untersucht und dürfte somit ein ziemlich gutes Bild unserer Monocystideenfauna durch diese Untersuchung geliefert werden.

Ferner ist unsere Kenntnis der Verbreitung der Gregarinen überhaupt ziemlich mangelhaft und hinsichtlich der Monocystideen

Digitized by Google

hat man früher keine planmäßig durchgeführte Untersuchung über das Vorkommen in Oligochäten von verschiedenen Gegenden eines Landes vorgenommen.

Von ganz besonderem Interesse scheint es zu sein näher zu untersuchen, ob vielleicht eine Art, die sich in mehr als einer Gegend findet, in ihrem allgemeinen Habitus oder in mehr speziellen morphologischen Hinsichten mit den verschiedenen Lokalitäten wechseln kann; daß dies vorkommt ist zwar nicht so besonders merkwürdig, wenn man die Verhältnisse bei den höheren Tieren berücksichtigt, aber hier gilt die Frage, ob vielleicht eine Art in verhältnismäßig nahe einander gelegenen Gegenden wechseln könne. Wenn man bedenkt, daß die Wirtstiere der betreffenden Gregarinen nicht, wie z. B. die Insekten rasch von einer Gegend in eine andere wandern können, sondern daß die Oligochäten ziemlich stationär leben und wahrscheinlich selbst in Jahrzehnten nicht eine so große Strecke durchwandern wie z. B. ein Schmetterling oder eine Biene in einigen Stunden fliegen kann, so scheinen lokale Verschiedenheiten bei den Lumbricidgregarinen möglich, denn die relativ träge Bewegung und der daraus folgende geringe Ortswechsel der Lumbriciden müssen eine Art Isolierung der Parasiten auf einem beschränkten Raume zur Folge haben. Daher habe ich auch nähere Untersuchungen hinsichtlich der Frage vorgenommen, ob es lokale Varietäten in nahe gelegenen Orten gibt.

Noch andere Gesichtspunkte haben mich veranlaßt, eine komparativ-faunistische Untersuchung zu unternehmen. Ich wollte nämlich wissen, ob man vielleicht durch eine solche in verschiedenen Gegenden angestellte, umfassende Untersuchung ein vollständigeres Bild von den Monocystideenarten überhaupt erlangen kann, und ob man dabei für die Systematik dieser Gregarinenordnung früher nicht beobachtete Tatsachen vielleicht finden kann.

Die Frage, ob es möglich ist, eine sichere Methode zur Bestimmung der Cysten zu finden, ist sowohl für die Systematik als auch für die Kenntnis der Entwicklung der Gregarinen von ganz besonderem Interesse. Daher habe ich mich auch viel mit dieser Frage beschäftigt und werde im folgenden näher darauf eingehen.

Endlich habe ich, nachdem ich mich von der Richtigkeit der früher gemachten Behauptung einer anisogamen Befruchtung und einer heterochronischen Kernteilung der Cysten überzeugt habe, die Entwicklung der Monocystidéen noch weiter rückwärts verfolgt und

Digitized by Google

dabei ganz besonders die Entwicklung im präcystalen Stadium eingehend untersucht, um möglicherweise präcystale Differenzen bei Syzygiten entdecken zu können, die nicht als individuelle Differenzen zu deuten wären.

III. Vorläufige Bemerkung.

Die Messnngen.

Wenn ich die Messungen an fixierten Tieren vorgenommen habe, ist als Fixierungsflüssigkeit immer Sublimatalkohol (nach Schaudinn) angewandt, was hier hervorgehoben werden muß, denn wahrscheinlich ziehen sich die Tiere in verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten in verschiedenem Grade zusammen.

IV. Historik.

Betreffs der ersten Mitteilungen über die monocystiden Gregarinen in den Samenblasen oder im Cölom der Lumbriciden verweise ich auf die Historik Hesse's (Hesse, 1909). Von den älteren Arbeiten auf diesem Gebiete muß ich die Abhandlung Meckel's (1844) erwähnen, in welcher er die Ansicht vertritt, daß die Cysten der monocystiden Gregarinen nichts anderes als *Lumbricus*-Eier sind. Die Sporen sind durch Teilung entstandene „Spindelzellen". Die ganz jungen Cysten, in denen man die Syzygiten noch unterscheiden kann, sind nach Meckel's Meinung eine späte Stufe der Eierentwicklung, bei dem die „Spindelzellen" resorbiert sind, weil sie nicht mehr „für das Ei von Nutzen sind". Diese Auffassung der Cysten rührt davon her, daß Meckel eine innige Verbindung, ein Zusammenwachsen der männlichen und weiblichen Sexualorgane, annimmt.

Dagegen hat Fr. Stein (1848) die wahre Natur dieser Gebilde als zu den Gregarinen gehörende Cysten erkannt. Er teilt die Gregarinen in Monocystideen, Gregarinarien und Didymophyiden ein, welche letztere „mit einem Kopf, Vorder- und Hinterleib versehen" sind. Stein glaubt, diese Didymophyiden seien dadurch entstanden, daß zwei Individuen aus der ersten und zweiten Familie zusammengewachsen sind. Von den Monocystideen unterscheidet er die Gattungen *Monocystis* und *Zygocystis*. Stein hat zuerst den genetischen Zusammenhang zwischen den gewöhnlichen, freien Gregarinen des Regenwurmhodens und den Cysten klargelegt. Hierin wendet er sich gegen die Behauptung Meckel's, daß die Cysten nichts anderes als *Lumbricus*-Eier sind. Der Verfasser ist übrigens der erste, der den Namen „Cyste" für diese „Pseudonavicellenbehälter"

Digitized by Google

vorgeschlagen hat. Er hat auch die Entwicklung der Monocystideen untersucht, hat aber betreffs der Entwicklung der Gameten keine Verschmelzung und also keine eigentliche Befruchtung gesehen. Die Gameten, welche er Bläschen nennt, gehen nämlich von einem runden in ein etwas ovales Stadium über und „erscheinen von einem durchsichtigen, farblosen Hofe umgeben ...“. Der Hof wird zur Hülle der Bläschen. Daß es jedoch eine Befruchtung innerhalb der Cysten gibt, nimmt Stein an, indem er eine Verschmelzung der Syzygiten annimmt. Er nennt dies eine Conjugation.

Adolf Schmidt (1854) unterscheidet drei *Monocystis*-Arten: *Monocystis agilis, Monoc. magna* und *Monoc. cristata.* Er hat die intrablastophoriale Entwicklung der Monocystideen zuerst bewiesen und hat dabei gezeigt, daß die sich allmählich ausbildenden Spermatozoen zum Haarkleid der Gregarinen entwickeln. Er hat auch das Zersprengen der Hülle, das Abwerfen des Haarkleids beobachtet. Er glaubt aber jedoch, daß *Monocystis* sich auch aus „Pseudonavicellen“, d. h. Sporen, direkt entwickeln kann, ohne in die Blastophoren ganz jung einzutreten. Die Cysten sollen laut der Meinung Schmidt's während ihrer Entwicklung an Größe wachsen. Dabei sollen sich die erst einheitlichen Kugeln durch Furchung in zwei teilen, was nach heutiger Erfahrung den beiden Syzygiten innerhalb der Cyste entspricht. Schmidt glaubt, daß eine solche Cyste zuerst aus einer kleinen, von einer Gregarine abgelösten Kugel entsteht und fügt hinzu: „Ob sich auch ganze Gregarinen zu einer Kugel zusammenziehen und dann solche Cysten bilden, ist möglich, doch fehlen mir hier direkte Beobachtungen. Mit Sicherheit glaube ich aber behaupten zu können, daß sich niemals zwei Tiere der *M. agilis* zusammenlegen und so Pseudonavicellencysten entstehen.“ (Schmidt, p. 173.) Seine Auffassung ist also nicht so wie Hesse (1919) es in seiner Historik angibt.

Lieberkühn (1865) glaubt, daß es nicht notwendig ist, daß die Gregarinen zur Cyste sich in der gewöhnlichen Weise entwickeln um Sporen zu bilden. Wegen des Auftretens von kleineren „Pseudonavicellenklumpen“ denkt er sich auch die Möglichkeit, daß Stücke der Cysten sich loslösen können und dann weiter entwickeln. Diese „Pseudonavizellenklumpen“ sind jedoch wahrscheinlich nichts anderes als zu kleineren Arten gehörende Cysten.

Aimé Schneider (1875) hat die Sporozoiten als in jeder Spore in der Zahl von sechs bis acht vorkommende „corpuscules falciformes“ gefunden, jeder mit einem Kern versehen. Er hat auch abnorm ausgebildete Sporen abgebildet und beschrieben.

Digitized by Google

BÜTSCHLI (1881) hat die Befestigung der *Monocystis magna* in den Samentrichtern gefunden. Außerdem beschreibt er den Kern der „Pseudonavicellen".

G. RUSCHHAUPT (1885) unterscheidet sieben Arten von Monocystideen, von denen zwei neue, die er *Monocystis cuneiformis* und *Monocystis minuta* nennt. Er glaubt, daß eine Abschnürung bei den encystierungsreifen Gregarinen stattfindet, und daß diese abgelösten Teile sich als Cysten entwickeln. Auch können nach ihm die Teilstücke zusammenhängend bleiben, wodurch er eine Copulation vor sich zu haben glaubt. Die Sporoblasten entstehen nach RUSCHHAUPT im Inneren der Cyste und nicht an der Peripherie. RUSCHHAUPT beschreibt auch Macro- und Microsporen bei einer und derselben Art. Die Sporen enthalten nach ihm einen mit einem Kern versehenen Keimkörper, der immer mehr heranwächst und eine im Sporeninneren rundliche Zelle mit einem Kern darstellt. Er hat auch mehrere Kerne beobachtet, glaubt aber, daß dies ein sehr frühes Stadium repräsentieren soll.

M. HENNEGUY (1887) beschreibt die karyokinetische Kernteilung bei den Cysten und findet auch die Teilung des Kernes in acht Tochterkernen bei den Sporen.

M. WOLTERS (1891) findet die bei den Monocystideen typische Einleitung der Kernveränderungen der Cyste, die darin besteht, daß der Nucleolus sich allmählich in kleinere Nucleoli teilt. Danach aber glaubt er eine Caryogamie gefunden zu haben. Er hat auch die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß die Kernteilung in den beiden Syzygiten nicht auf einmal vor sich geht.

WM. C. BOSANQUET (1894) beschreibt eine Cölomgregarine mit runder Form in *L. herculeus*.

J. J. CLARKE (1895) hat WOLTERS Untersuchungen über Cysten und Sporen bestätigt.

LABBÉ (1899) gibt eine Übersicht über die *Monocystis*-Arten in *Lumbricus*.

CUÉNOT (1901) hat über die vier gewöhnlichsten von den bis dahin bekannten acht Monocystidenarten der Lumbriciden eine Diagnose zu geben versucht und hat auch die Entwicklung von diesen untersucht.

J. CECCONI (1902) glaubt, daß bei *Monocystis agilis* eine solitäre Encystierung stattfindet, und daß die Solitärcysten sich dann zu zweien vereinigen. Er hat auch die Befruchtung der Gameten erwähnt.

S. PROWAZEK (1902) hat die Kernveränderungen innerhalb der

Digitized by Google

Cyste beobachtet, beschreibt die Conjugation als eine isogame und teilt die Beobachtungen über die Entwicklung der Sporen mit.

Drzewecki (1903) beschreibt die Kernveränderungen bei *Monocystis agilis* und *Monocystis porrecta* von den Sporozoitenstadium zum Stadium der ausgebildeten Gregarine.

Brasil (1905) hat die Kernveränderungen der Syzygiten näher untersucht, hat aber die Cysten nicht in verschiedene Arten klassifizieren können. Eine schwach ausgeprägte anisogame Befruchtung findet bei den von ihm untersuchten Formen statt.

Hoffmann (1908) hat auch die Befruchtung der Monocystideen des *Lumbr. terr.* zum Gegenstand von Untersuchungen gemacht und hat bei einer Cyste, jedoch ohne zu wissen welcher Art diese angehört, eine deutliche anisogame Befruchtung gefunden.

Hesse (1909) hat den Monocystideen der Lumbriciden eine eingehendere Untersuchung gewidmet und hat dabei achtzehn neue Arten beschrieben. Er unterscheidet dabei die Gattungen *Monocystis*, *Nematocystis*, *Rhynchocystis*, *Stomatophora*, *Zygocystis* und *Pleurocystis*, von denen *Nematocystis*, *Rhynchocystis* und *Pleurocystis* neue Gattungen sind. Er hat das Ausschlüpfen der Sporozoite aus den Sporen beobachtet.

V. Dogiel (1909) hat die Cölom-Monocystideen auf Grund verschiedenartig gestalteter Sporocysten zu klassifizieren versucht.

M. Boldt (1910) gibt ein Verzeichnis der Monocystideen Ostpreußens.

K. Mulsow (1911) hat zwei neue Arten, die er *Monocystis rostrata* und *Monoc. catenata* nennt, gefunden, von welchen er der erstgenannten eine genauere Untersuchnng gewidmet hat.

Olga Tolosani (1916) hat die Entwicklung von *Monocystis michaelseni* Hesse untersucht.

L. Cognetti de Martiis (1918) hat einige neue Monocystideen beschrieben.

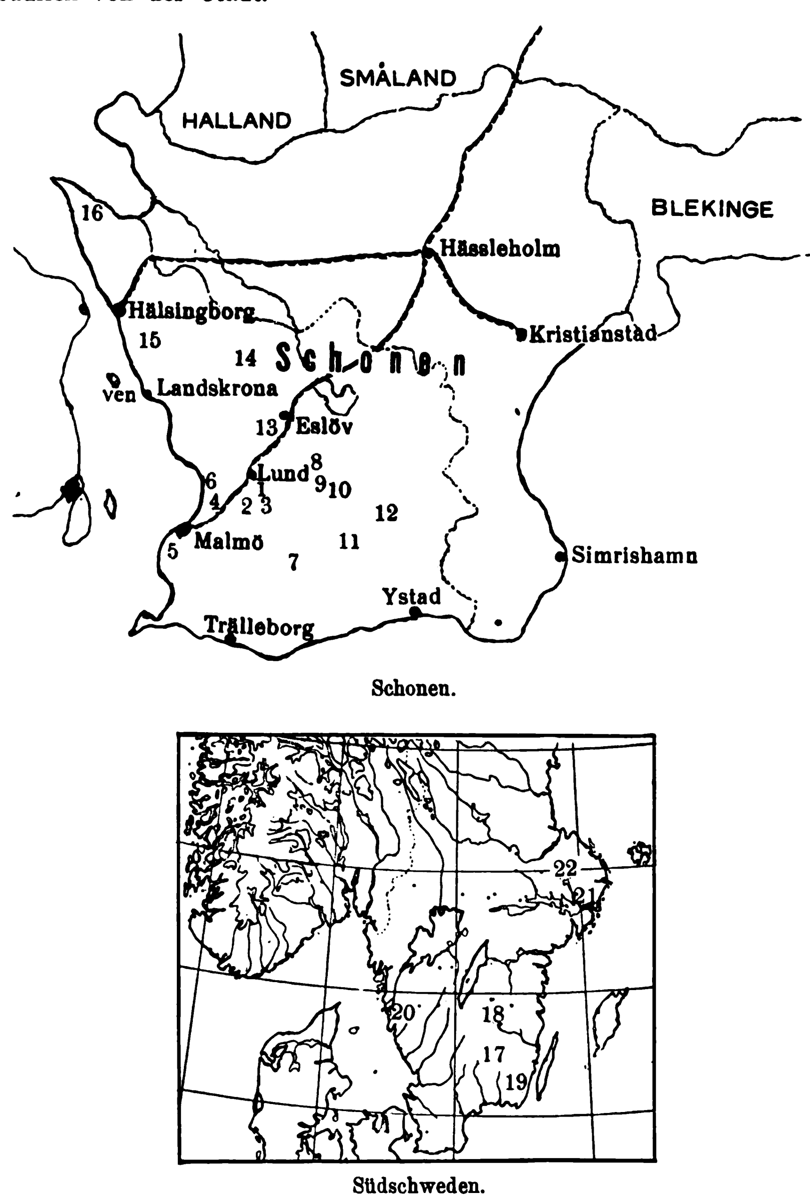
Ich habe (Berlin, 1923) drei neue Monocystideen beschrieben.

V. Die untersuchten Gegenden.

Das Material zur vorliegenden Untersuchung habe ich an 22 Orten eingesammelt. Erstens fing ich mit der Lundafauna an. Das Material aus Lund wurde an sechs verschiedenen Lokalitäten eingesammelt, nämlich 1. in einem Garten bei Magle L:a Kyrkogata, 2. im botanischen Garten (teils im nördlichen, teils im südlichen Teil), 3. aus einem privaten Garten im westlichen Teil der Stadt, 4. aus

Digitized by Google

„Stadtparken", 5. u. 6. aus zwei verschiedenen Gärten in Lilla Råby, südlich von der Stadt.



Schonen.

Südschweden.

Somit ist eigentlich die Lundafauna sehr eingehend untersucht worden. Außerdem habe ich während der letzten fünf Jahre jeden

Digitized by Google

Sommer Material aus Lund untersucht, so daß viel mehr Material aus Lund als aus den übrigen, unten aufgezählten Gegenden, zur Untersuchung kam. In Gesamtheit berechne ich, daß ich ca. 3000 in Lund genommene Wirttiere untersucht habe, während ich von jedem der übrigen Lokalitäten nur ca. 200 untersucht habe. Hiervon ausgenommen sind Knästorp mit 260, Reften und Ryd mit je 20, Veberöd mit 100, Åsum und V. Sallerup mit je 150, Kågeröd mit 50 Arild mit 30, Aneboda mit 30, Smedby mit 375, Gothenburg mit 150, Stockholm mit 300 und Uppsala mit 450 untersuchten Lumbriciden. Außerdem habe ich ca. 300 Enchytreiden aus Lomma untersucht, wo man solche an der Küste massenhaft findet; leider waren sie aber ohne Parasiten.

Die untersuchten Stationen sind folgende (die Ziffern entsprechen denen auf den Karten, wo sie die geographische Lage der Gegenden angeben): 1. Lund, 2. Uppåkra, 3. Knästorp, 4. Alnarp, 5. Limhamn, 6. Lomma, 7. Toppeadugård, 8. Reften, 9. Fågelsång, 10. Ryd, 11. Veberöd, 12. Åsum, 13. V. Sallerup, 14. Kågeröd, 15. Ramlösa, 16. Arild, 17. Växiö, 18. Aneboda, 19. Smedby, 20. Gothenburg, 21. Stockholm, 22. Uppsala. Insgesamt dürfte ich ca. 6400 infizierte Oligochäten aus diesen Gegenden untersucht haben.

VI. Die Wirtstiere.

Die Wirttiere, welche zur vorliegenden Untersuchung verwandt worden sind, sind teils einige *Tubifex* sp. und *Limnodrilus* sp. aus Teichen in Lund, teils eine Menge von *Enchytraeus* sp. aus Lomma, teils und hauptsächlich Lumbriciden. Die *Limnodrilus*-, *Tubifex*- und *Enchytreus*-Arten habe ich nicht bestimmt, da sie keinen einzigen Parasiten beherbergten. Dagegen war die Monocystideenfauna in den Lumbriciden gut entwickelt, und ich habe daher diese größeren Oligochäten auf ihre Art bestimmen müssen. Folgende Lumbriciden habe ich dabei untersucht: *Lumbricus terrestris* L., Müll., *Lumbr. rubellus* Hoffmstr., *Lumbr. castaneus* Sav., *Helodrilus caliginosus* Sav., *Helodrilus chloroticus* Sav., *Helodrilus longus* Ude, *Helodrilus limicola* Mchlsn., *Dendroboena rubida var. subrubicunda* (Eisen), *Eisenia foetida* Sav. und *Eiseniella tetraedra typica* (Sav.). Von diesen sind *Helodrilus longus* Ude und *Helodrilus limicola* Mchlsn. zwei für die schwedische Fauna nicht früher bekannte Oligochäten, die in einem anderen Werke behandelt werden. Die letztgenannte Art scheint eine besondere Varietät zu sein, die aber vorläufig mit dem Namen der Hauptart benannt wird.

Digitized by Google

VII. Untersuchungsmethoden.

1. Allgemeine Methoden.

Die Gregarinen wurden teils lebendig in gewöhnlichen Ausstrichpräparaten, teils in Dauerpräparaten untersucht. Diese letzteren wurden als Ausstriche und Schnittpräparate hergestellt. Um besonders die Veränderungen der lebendigen Cysten verfolgen zu können, habe ich diese in feuchte Kammern gehalten. Dabei habe ich wegen der Notwendigkeit höhere Vergrößerungen anzuwenden dadurch viele Arbeit erspart, daß ich anstatt der gewöhnlichen feuchten Kammer eine solche von nur einem Deckglas mit Vaselinrande und einem gewöhnlichen Objektträger angewandt habe. Durch diese Vorrichtung kann man die Cysten unmittelbar betrachten ohne die Kammer jedesmal zu öffnen, was sonst manchmal notwendig ist.

Als Fixierungsflüssigkeiten habe ich Sublimatalkohol, Pikrinschwefelsäure (nach KLEINENBERG), ZENKER'sche Lösung, Pikrinessigsäure und Chromosmiumessigsäure (nach FLEMMING) angewandt. Das beste Resultat lieferte der Sublimatalkohol. Zur Färbung diente HANSEN's Hämatoxylin, Pikrofuchsin, Pikrokarmin, Boraxkarmin, Eisentrioxyhämatein (nach HANSEN) sowohl allein, als in Verbindung mit Eosin, Giemsa, Eisenalaunhämatoxylin (nach HEIDENHAIN) sowohl allein als in Verbindung mit Bordeaux-R-Lösung und Orange, Safranin-Lichtgrün. Die besten Bilder haben Pikrokarmin, Eisenalaunhämatoxylin (nach HEIDENHAIN) und Eisentrioxyhämatein (nach HANSEN) geliefert.

Die aus den Blastophoren entstandenen „Haargebilde" wurden durch Eisenalaunhämatoxylin (nach HEIDENHAIN) in Verbindung mit Bordeaux-R-Lösung sehr schön gefärbt.

2. Eine Ausstrichmethode zur Veranschaulichung des präcystalen Geschlechtsdimorphismus

wird im Kapitel über die Entwicklung von *Monocystis ventrosa* dargestellt.

3. Methoden zur Bestimmung der Cysten der Monocystideen.

Die Artbestimmung der Cysten der Monocystideen ist bisher beinahe unmöglich gewesen. Überall in der Literatur gesteht man die Unmöglichkeit gewisse Cysten zu bestimmen. Die Schwierigkeiten, die mit einer solchen Bestimmung verknüpft sind, sind auch sehr groß.

Digitized by Google

Cuénot (op. cit. 1901 p. 584) hat die Cysten der Monocystideenarten nicht unterschieden.

Brasil (op. cit. 1905 p. 72) hat nicht die Cysten bestimmen können: „. . . il est par contre bien difficile de rattacher avec précision sporocystes et kystes à l'une quelconque des formes végétatives".

Prowazek (op. cit. 1902 p. 297) dürfte die Cysten der einzelnen Arten nicht unterschieden haben, denn die „Entwicklungsstadien der kleineren *Monocystis agilis* wurden mehrfach von den Stadien der *Monocystis magna* entweder gar nicht unterschieden oder nicht für sich allein untersucht".

Hoffman (op. cit. 1909 p. 139 u. 140) hat auch die Cysten nicht unterscheiden können: „Hinderlich bei meinen Untersuchungen war mir stets die Unmöglichkeit, die späteren Entwicklungsstadien systematisch unterscheiden zu können, was auch Brasil nicht gelang. . . . Ich habe mich daher selbst bemüht, zur Förderung dieser Frage Beiträge zu liefern. Doch sind meine Ergebnisse noch zu unsicher, als daß ich jetzt schon darüber berichten könnte."

Hesse (op. cit. 1909 p. 112) schreibt: „J'ai rencontré dans les vésicules séminales d'Octolasium des kystes de 120 à 200 μ de diamètre et qui appartiennent à *M. villosa* ou à *M. turbo*, les deux petits Grégarines que j'ai observées chez cet hôte." Derselbe Verf. (op. cit. p. 101) schreibt: „Les kystes et sporocystes de *M. crenulata* ont la même structure que celle des kystes et sporocystes des autres Monocystis habitant avec elle les vésicules séminales des Helodrilus et il n'est pas possible de les en distinguer." Auf S. 65 heißt es: „Cuénot (1901) et Brasil (1905 b) ont fait remarquer qu'il n'était guère possible de distinguer les kystes et les sporocystes des divers espèces de *Monscytis* que l'on rencontre chez une même espèce de Lombric; je n'ai guère été plus heureux que mes prédécesseurs à ce point de vue, aussi, faut de pouvoir attribuer à une espèce donnée des kystes et des sporocystes bien déterminés, je me contenterai de décrire ceux-ci d'une façon générale dans un chapitre particulier."

Martin Boldt (op. cit. 1910 p. 64) hat auch die Cysten nicht unterscheiden können. Er schreibt: „Das Auffinden von Unterschieden bei den Cysten der verschiedenen Spezies ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft und bisher mit Sicherheit noch nicht gelungen." Weiter unten auf p. 64 und 65 heißt es: „Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich, wenn man den strikten Nachweis führen will, daß eine bestimmte Cyste zu einer bestimmten Spezies gehört. Als einziger sicherer Weg besteht dafür die Verfütterung reifer

Digitized by Google

Cysten an andere nicht infizierte Wirte." Dies ist aber, wenn man Wirte einer anderen Spezies anwenden will, der sicher unrichtige Weg zum Ziele, denn man nimmt ja an, daß gewisse Arten nach ihrem Vorkommen in verschiedenen Wirten verschiedene Varietäten ausbilden, und wenn man einen Wirt aus derselben Spezies nähme, weiß man nicht, wie auch Boldt (op. cit. p. 65) erwähnt hat, ob dieser Wirt früher infiziert ist.

Um diese für die Monocystologie ungeheuer wichtige Frage zu lösen, habe ich folgendes Verfahren angewandt.

Die Cysten behalten während der ganzen Entwicklung die für jede Art charakteristische Form und Größe. Dies kann man leicht konstatieren, wenn man junge Cysten in feuchte Kammern einschließt und ihre Entwicklung studiert. Da aber die jungen Cysten sich durch den Mangel von Sporoblasten und Sporocysten, sowie durch die reichliche Menge von Paramylumkörnern von den älteren Cysten unterscheiden, muß man immer bei der Bestimmung der Cysten mit den jüngeren Stadien anfangen, denn diese sind im Plasmabau mit den freien, nicht eingekapselten Gregarinen mehr übereinstimmend als die älteren Cysten.

Vor allem habe ich gefunden, daß die Dichtheit, Form und Größe der Paramylumkörner bei verschiedenen Arten sehr verschieden sein können. Daher habe ich die Paramylumkörner als Bestimmungsindikatoren angewandt. Aber auch die strukturellen Verschiedenheiten im Baue des Endoplasmas sind immer berücksichtigt worden.

Wenn auf diese Weise die Bestimmung ausgeführt wird, ist es aber wichtig die Richtigkeit der Bestimmungen zu kontrollieren, und die einzige sichere Methode hierfür ist, die Gregarinen im Augenblicke der Einkapselung zu studieren, was zwar nicht leicht ist. Es ist sehr zeitraubend und geduldprüfend, diesen Augenblick abzuwarten, aber es kann doch gelingen. Bei diesen Gelegenheiten habe ich immer gefunden, daß die mit Hilfe des Plasmabaues und der Paramylumkörner ausgeführten Bestimmungen richtig waren. Somit ergibt sich die Gültigkeit des Satzes, daß wenn die Parasiten in einem Wirte, was meistens zutrifft, im Plasmabau deutlich voneinander abweichen, so kann man auch die jungen Cysten gut unterscheiden, entweder durch Zerdrücken der Cysten oder durch die Schnittmethode. Sind einmal die jungen Cysten einer Art bestimmt, ist es sehr leicht die älteren Cysten unmittelbar zu bestimmen, denn, wie gesagt, die Cysten behalten ihre Form und Größe konstant.

Um diese oft sehr schwierige Arbeit zu erleichtern, habe ich

Digitized by Google

auch einige praktische Arbeitsmethoden angewandt, welche auch für andere Monocystideenforscher von Bedeutung sein können. Daher lege ich sie hier kurz vor.

Man findet oft bei einer solchen Arbeit, daß gewisse Wirte eine oder nur wenige Monocystideen beherbergen, andere dagegen eine größere Anzahl. Daher kann man folgende Fälle unterscheiden:

Erstens, wenn ein Präparat von einem Wirttier nur eine Gregarinenart im präcystalen Stadium enthält und außerdem einige Cysten, liegt der Gedanke nahe, daß die Cysten dieser präcystalen Art angehören. Aber man muß einige Wirte in den Versuchskulturen stehen lassen, bis die präcystalen Gregarinen sich in Cysten einkapseln. Wenn diese neuen Cysten mit den zuerst angetroffenen übereinstimmen, gehören die letzteren offenbar zu der genannten „präcystalen“ Art. Ist dies aber nicht der Fall, d. h. weichen die letzt angetroffenen Cysten von den ersten ab, finden sich deutlicherweise in dem Wirte zwei Arten von Gregarinen, eine nur im cystalen Zustand und eine sowohl im cystalen, als auch im präcystalen Zustand.

Zweitens, wenn ein Wirt zwei Gregarinen immer in präcystalen Entwicklungsserien enthält, gibt es auch zwei Cystentypen. Ich habe dabei die Untersuchungen über die Gregarinen eines solchen Wirtes so lange fortgesetzt, bis ich die eine Cystenart habe bestimmen können. Ein paar Spezialfälle müssen vielleicht hier näher erörtert werden. Es trifft oft zu, daß man in einem Wirte Cysten hauptsächlich in älteren Stadien findet, außerdem aber auch einige sehr junge Stadien. Wenn man dabei einige ältere Gregarinen im präcystalen Stadium findet, liegt der Gedanke sehr nahe, daß die Cysten dieser Art im präcystalen Stadium angehören. Auch kann es oft zutreffen, daß man nur junge Cysten einer Art findet, aber sowohl freie als auch intrablastophoriale Stadien. Dann spricht auch die Wahrscheinlichkeit dafür, daß die jungen Cysten der fraglichen nicht eingekapselten Gregarine angehören. Für beide Fälle muß die oben dargestellte Kontrolle der Bestimmung ausgeführt werden.

Drittens dürften die größten Schwierigkeiten bestehen, wenn man einen Wirt hat, der von einer größeren Anzahl Arten der Parasiten infiziert ist. Wenn man eine Zeit hindurch mit solchen Wirten gearbeitet hat, findet man, daß einige der parasitierenden Arten gewöhnlicher als die anderen sind. Durch sorgfältige Untersuchungen von sowohl Vital- als auch Dauerpräparaten bekommt man bald eine Maximalgröße der nicht eingekapselten ge-

Digitized by Google

wöhnlichen Gregarinen und hat dabei ein etwaiges Maß für die Cystengröße der fraglichen Arten.

Auch eine andere Methode kann man aber brauchen, um die Cysten zu bestimmen, indem man die verschiedene Artenfrequenz der Parasiten der verschiedenen Lokale anwendet, und wenn man dabei auch die verschiedene Individuenfrequenz berücksichtigt, kann man bisweilen die Cyste einer gewissen Gregarinenart viel rascher bestimmen, als wenn man mit den Parasiten von nur einem Lokale arbeitete. So habe ich die Cysten von *Monocystis Carlgrenii* sehr leicht durch Untersuchungen von *Lumbricus rubellus* HOFFMSTR. aus Ryd bestimmen können. Die aus diesem Lokal herrührenden Würmer enthalten weniger *Monocystis*-Arten als die aus Lund, und die fragliche Art tritt auch in größerer Frequenz auf.

Man kann aber auch noch eine andere Methode anwenden, um die Cysten zu bestimmen. Wie später in diesem Werke gezeigt wird, wechselt sowohl die Artenfrequenz als auch die Individuenfrequenz der Parasiten je nach den verschiedenen Lokalitäten. Die Cysten einer Gregarinenart aus einer artenärmeren lokalen Fauna kann man oft leichter bestimmen als aus einer artenreicheren, besonders wenn die fragliche Art in der artenarmen Fauna häufiger vorkommt als in der artenreicheren, was oft zutrifft.

VIII. Systematisch-morphologischer Teil.

1. *Monocystis caudata* n. sp.

Fundorte und Wirtstiere: In *Lumbr. rubellus* aus Smedby, Alnarp und Lund. In *Lumbr. castaneus* aus Lund. In *Helodrilus longus* aus Lund.

Sehr oft trifft man in den Vesiculae seminales von *Lumbricus rubellus* eine Gregarine, die wegen des charakteristischen Hinterendes (Fig. 1, 2, 3), das wie ein Schwanz abgesetzt ist, *Monocystis caudata* genannt worden ist. Im allgemeinen ist der Schwanzabschnitt gerade (Fig. 1 und 2) bisweilen wellenförmig gekrümmt (Fig. 3). Der Körper ist ganz mit Haaren bedeckt. Das Plasma enthält reichliche Mengen von Chromatinkörnern und Chromatinklümpchen verschiedener Form (Fig. 1, 2, 3). Der Nucleus ist groß, der Nucleolus färbt sich in Eisenalaunhämatoxylin intensiv.

Digitized by Google

Die Größe von drei gemessenen Exemplaren war:

Länge	Breite (im breitesten Durchmesser)	Breite des Schwanzes
1) 65 μ	32,76 μ	4,42 μ
2) 78 μ	46,8 μ	12,35 μ
3) 63,05 μ	35,1 μ	9,49 μ

Die Cysten sind rund. Der Diameter von fünf gemessenen Cysten war:

1) 75,79 μ, 2) 80,99 μ, 3) 73,19 μ, 4) 66,26 μ, 5) 79,69 μ.

2. *Monocystis densa* n. sp.

Fundorte und Wirtstiere: In *Lumbr. terrestris* aus V. Sallerup, Smedby, Arild, Kågeröd, Åsum, Veberöd, Lund.

In *Lumbr. rubellus* aus V. Sallerup, Smedby, Växjö, Aneboda, Toppeladugård, Alnarp, Ramlösa, Bergianska trädgården, Veberöd, Reften, Ryd, Lund, Uppåkra.

In *Lumbr. castaneus* aus Berg. trädgården, Lund.

In *Eisenia:* Intrablastophorial (?) aus V. Sallerup, Uppsala, Alnarp, Berg. trädgården.

In *Hel. longus* (?) aus V. Sallerup.

In *Hel. caliginosus* aus Ramlösa.

In *Hel. chloroticus*: Intrablastophoriale Stadien aus Ryd.

Monocystis densa n. sp. hat somit eine sehr weite Verbreitung und dürfte die allgemeinste der schwedischen Monocystideen sein. Im ausgewachsenen Zustand ist sie im allgemeinen an dem einen Ende erheblich dicker als am anderen (Fig. 4, 5, 6). Ältere Tiere nehmen bisweilen eine beinahe kugelrunde Gestalt an. Im lebenden Zustand (Fig. 4, 5) sieht man längs der Peripherie des Tieres die sehr großen Paramylumkörner des Plasmas, die in fixierten und gefärbten Präparaten (Fig. 6) auch im Inneren erscheinen. Der Kern ist rund bis oval, von einem strahligen Plasmahof umgeben, wodurch er bei mittleren und kleinen Vergrößerungen (Fig. 6) selbst als ein „Strahlkern“ aussieht, an die von Kuschakewitsch (1907) bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms erinnernd. Bei hohen Vergrößerungen (Fig. 7) aber erscheint er, obgleich im allgemeinen seine Konturen wegen der Undeutlichkeit der Kernmembran schwer zu sehen sind, rundlich bis oval, und die „Strahlen“ scheinen nichts anderes zu sein als das nächste, umgebende Plasma, das sich ziemlich stark färbt und daher möglicherweise Chromatin enthält (Fig. 7 S). Auf dieser Figur sieht man auch den großen, stark färbbaren Nucleolus (N_1), der von einem wahrscheinlich infolge einer bei der Fixierung eingetretenen Schrumpfung entstandenen helleren Hof umgeben ist. Der Kern selbst (N) unterscheidet sich von dem nächsten umgebenden Plasma durch seine etwas dunklere Farbe. Im übrigen sieht man auch die ovalen, verhältnismäßig großen Para-

Digitized by Google

mylumkörner (A) des Plasmas, mit denen, allerdings sehr spärlich. kleine rundliche Körper abwechseln.

Die Bewegung der Tiere ist sehr oft zu sehen. Sie findet dadurch statt, daß die Tiere sich ein wenig zusammenziehen und sich dann wieder strecken. Dabei sieht man oft wellenförmige Bewegungen längs den Seiten des Körpers (Fig. 4).

Die Cysten (Fig. 8) sind beinahe rund. Eine deutliche Differenz der beiden Syzygiten tritt hervor, die eine ist dunkler, die andere heller gefärbt. Die Länge ist 253,4 μ, die Breite 232 μ.

3. *Monocystis turbo* HESSE var. *suecica* BERLIN.

Diese neue Varietät ist neuerdings beschrieben worden (BERLIN 1923).

4. *Monocystis securiformis* n. sp.

Fundort: Limhamn.
Wirtstier: *Helodrinus caliginosus* (Sav.).

In den Vesiculae seminales einiger Exemplare von *Helodrilus caliginosus* (Sav.), die in Limhamn eingesammelt waren, habe ich eine sehr seltene Gregarine angetroffen, von welcher ich, obgleich ich ca. 200 Wirtstiere untersucht habe, nur einige Exemplare bekam. Die Tiere haben im allgemeinen ein Aussehen (Fig. 9), das an eine Axt erinnert. Deshalb habe ich dieser Monocystidee den Namen *Monocystis securiformis* beigelegt.

Der Körper läuft in eine deutliche Spitze aus, die in Fig. 9 gut erscheint; in Fig. 10 dagegen ist die entsprechende Stelle mehr abgerundet; jedoch hatte auch dieses Tierchen im lebenden Zustand eine besser entwickelte Spitze am Körperende, das ich als das Vorderende des Tieres bezeichne. Die pelliculäre Streifung trat im lebenden Zustand sehr deutlich hervor als sehr feine, in der Längsrichtung des Tieres gehende, parallele Linien. Das Sarkocyt ist im mittleren und hinteren Teil des Körpers schwach ausgebildet. Im vorderen Körperende dagegen erweitert sich das Sarkocyt zu einer haubenähnlichen Bildung, die in diesem Teil das Entoplasma umfaßt (Fig. 9 u. 10). Man kann somit ziemlich deutlich einen vorderen und einen hinteren Teil des Körpers unterscheiden, ohne jedoch diese Teile unbedingt mit etwa dem Protomerit und dem Deutomerit (eventuell mit dem Epimerit und dem Proto- und Deutomerit) der Polycytideen zu vergleichen, denn ein Septum fehlt hier. Die Sarkocytenhaube im vorderen Körperteil scheint von einer lamellenartigen Struktur zu sein, was möglicherweise durch Schrumpfung hervorgerufen worden sein kann. Sie ist von einer dünnen, aber

Digitized by Google

distinkten Lage des Epicyts bekleidet. Ein Myocyt habe ich nicht sehen können, und es muß, wenn vorhanden, sehr schwach ausgebildet sein. Das Entoplasma des Tieres (Fig. 9) ist fein alveolär gebaut, in den Maschen und den „Wabenwänden" sieht man hier und da Ansammlungen von in Eisentrioxyhämatein dunkel gefärbten Körnchen, die dem plasmatischen Totalbild ein dunkles Aussehen verleihen. Die sehr kleinen Paramylumkörner sind rundlich oder polygonal. Sie treten erst bei höheren Vergrößerungen (Ölimmersion und Kompensationsokular) deutlich hervor.

Das Tierchen, das in Fig. 10 abgebildet ist, hat ein mehr grobwabiges Entoplasma, deren Netzfäden nicht so dunkel gefärbt sind, vermutlich wegen der spärlicheren Einlagerung von Chromatinkörnchen oder anderen in Kernfärbemitteln sich tingierende Partikelchen. Die Paramylumkörner scheinen auch etwas größer zu sein. Das Entoplasma überhaupt ist viel heller gefärbt als dasjenige des in Fig. 9 abgebildeten Tieres. Die Farbe des letzten Tieres (nach dem Färben in Eisentrioxyhämatein) ist schwärzlich, währenddem die Farbe des in Fig. 10 abgebildeten Tieres hellgelblich ist. Dies scheint also, morphologisch gesehen, wenigstens teilweise auf drei Faktoren zu beruhen: die bei den Tieren verschiedene Größe der Waben, die ungleiche Beschaffenheit oder Menge der in oder an den Wabenwänden sich befindlichen, in Kernfärbemitteln färbenden Substanz und endlich die ungleiche Größe der Paramylumkörner. Auch die äußere Kontur des Körpers ist, wie oben hervorgehoben wurde, verschieden, obgleich das in Fig. 10 abgebildete Tierchen sich bei der Fixierung etwas zusammengezogen hat. Über die Deutung dieser Verschiedenheiten werde ich in einem anderen Abschnitt weiter sprechen.

Auch die Kerne scheinen bei den beiden Tieren verschieden groß und verschieden färbbar zu sein. Indessen sind sie schwer zu färben, weshalb es unsicher ist, ob ich ihren Konturen richtig habe folgen können.

Die Cysten (Fig. 11) sind oval. Man kann bei ihnen auch eine deutliche Differenz der beiden Syzygiten sehen, indem die eine Gregarine ein dunkel gefärbtes Protoplasma mit sehr kleinen Wabenwänden und kleinen Paramylumkörnern, die andere Gregarine ein helleres Protoplasma, das gelblich erscheint, mit größeren, helleren Wabenwänden und größeren Paramylumkörnern hat. Somit erinnern die beiden eingekapselten Individuen in überraschender Weise an die beiden oben beschriebenen Gregarinentypen (Fig. 9 u. 10). Inbezug auf diesen Umstand werde ich in einem besonderen Abschnitt weiter eingehen.

Digitized by Google

Das hellere Syzygit (Fig. 11) hat nahe der Cystenhülle am einen Pole der Cyste und etwas lateralwärts davon einen helleren durchscheinenden Teil, der vermutlich mit der im vorderen Teil des freien Tieres sich befindenden Sarkocytansammlung zu vergleichen ist. Die Cyste ist von einer dünnen Hülle umgeben, die wieder von einer dickeren Ansammlung von gehäuften Amöbocyten bekleidet ist.

Die Größe der betreffenden Gregarinen ist folgende: Die in Fig. 9 abgebildete ist 78,65 μ lang, 38,48 μ breit, die in Fig. 10 gezeichnete ist 37,83 μ lang, 27,3 μ breit. Die Cyste (Fig. 11) ist 62,01 μ im breitesten, 52 μ im schmälsten Durchmesser; die Hülle ist 2,34 μ dick.

Obgleich ich eine längere Weile (mehrere Stunden mit Zeitintervallen) die Gregarinen im lebenden Zustand betrachtet habe, habe ich jedoch keine Bewegung konstatieren können.

5. *Monocystis agilis* s. str. STEIN.

Monocystis agilis STEIN 1848
„ „ A. SCHMIDT 1854
„ „ RUSCHHAUPT 1885
„ „ BÜTSCHLI 1880—82
„ „ PFEIFFER 1891
„ *tenax* LABBÉ 1899
„ *agilis* DRZWECKI 1903
„ „ BRASIL 1905
„ „ Forma a. E. HESSE 1909.

Fundorte und Wirtstiere: In *Lumbr. terrestris* aus V. Sallerup, Arild, Kågeröd, Åsum, Stehag, Veberöd, Lund.

In *Lumbr. rubellus* aus V. Sallerup, Åkarp, Ramlösa, Åsum, Bergianska trädgården, Veberöd, Reften, Ryd, Göteborg, Smedby, Lund, Uppåkra.

In *Lumbr. castaneus* aus Lund.

In *Eisenia foetida* aus Lund.

Monocystis agilis scheint also in den schwedischen Lumbriciden weit verbreitet zu sein.

HESSE (1909) teilt *Monocystis agilis* in solche Formen ein, die mit einem Knie versehen sind, und in solche, welche eine Art Fuß haben. Auf p. 73 heißt es: „Les parasites pourvus d'un genou sont en général plus courts et plus renflés ques ceux qui sont munis d'un pied, ceux-ci atteignent jusqu'à 500 μ sur 40 μ, les autres ne présentent pas plus de 350 μ de long pour 50 μ d'épaisseur et peuvent même être plus trapus encore, comme ceux que l'on rencontre chez *L. rubellus*. La forme géniculée seule existe chez cet hôte, elle est excessivement renflée, j'en ai observé dont l'épaisseur était de

Digitized by Google

120 μ, la longueur totale n'excédant pas 145 μ. Le genou est peu marqué, la queue courte, la forme se raproche celle d'une sphère. Le parasite est encore courbé en arc." Ich habe auch bei *L. rubellus* und *L. castaneus* zwei Monocystisarten gefunden, von denen die eine mit Hesse's Beschreibung der dickeren Form gut übereinstimmt. Es sei jedoch bemerkt, daß der Kern nicht immer eine sphärische Gestalt hat, wie Hesse in seiner Diagnose es für *Monocystis agilis* angegeben hat. Vielmehr ist der Kern sehr häufig in zwei Richtungen ausgezogen, oval bis länglich oval. Jedoch ist die ausgewachsene Gregarine wie Hesse's „courbé en arc".

Diese „dickere" Form habe ich als eine neue Art, *Monocystis ventrosa* n. sp. aufgestellt. Unten werde ich erwähnen, warum ich es am richtigsten ansehe, eine besondere Art aufzustellen.

Die zweite von den beiden oben erwähnten Monocystisarten scheint dagegen mit der von Hesse beschriebenen schlankeren Form der *Monocystis agilis* gut übereinzustimmen. Da diese Form der *Monocystis agilis* gar nicht vorher in den Samenblasen von *Lumbr. rubellus* gefunden ist, scheint es mir nicht unberechtigt, einige Worte über sie zu erwähnen. Ein typisches Exemplar dieser schlankeren Form von *Monocystis agilis* in *Lumbr. rubellus* aus Lund ist in Fig. 12 dargestellt. Die allgemeine Körpergestalt weicht etwas von der von Hesse beschriebenen (Hesse Fig. XXVI) ab. Während die in den französischen *Lumbr. terrestris* auftretenden Gregarinen dieser Art, wie aus der Figur Hesse's hervorgeht, bogenförmig gekrümmt sind, sind die Exemplare, die mir aus Schweden zur Verfügung stehen, auf der einen Seite fast gerade, während die andere Seite, die der konvexen Seite der *Monocystis agilis* Hesse's entspricht, nur eine schwache Konvexität zeigt. Die schwedische *Monocystis agilis* der *Lumbr. rubellus* und *Lumbr. castaneus* stimmt also in diesem zwar unwesentlichen Merkmal nicht mit den französischen überein. Diese bogenförmige Krümmung scheint mir also gar kein für *Monocystis agilis* immer geltendes Charakteristikum zu sein. Vielleicht ist diese Verschiedenheit nur von lokalen Variationen abhängig. In seiner Diagnose über diese Art schreibt nämlich Hesse: „. . . le plus souvent courbé en arc". (Hesse, op. cit. pag. 70.) Es gibt also in Frankreich auch Ausnahmen von dieser Regel. In *Lumbr. rubellus* aus Lund in Schweden sind diese Ausnahmen Regel. Als ein immer geltendes Charakteristikum der Art tritt inzwischen eine mehr oder weniger ausgeprägte Assymmetrie auf. Wenn man also das schwedische Material mit in Betracht zieht, sollte die Diagnose über die Art heißen: bisweilen bogenförmig ge-

Digitized by Google

krümmt, sehr oft aber ohne solche Krümmung, ein Merkmal, das mit den Lokalitäten wechselt.

Auf der Fig. 12 sieht man auch, daß diese Gregarine eine Art „Knie“ (nach HESSE) hat. An einem Körperende ist nämlich der Plasmaleib wie in einem stumpfen Winkel gebogen. Auf der schwach konvexen Seite sitzt ein kleiner Höcker („Mucron conique“ nach HESSE). In der Fig. 13 ist dieses „Knie“ mit stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Das Präparat ist mit Eisenalaunhämatoxylin gefärbt, und man sieht ganz deutlich, daß das Plasma des konischen Höckers sich intensiver färbt als das übrige Plasma. Gegen die Spitze wird die Farbe, wahrscheinlich infolge des geringeren Durchmessers des Höckers, immer blasser. Gegen die Basis dagegen, wo der Durchmesser größer wird, ist der Höcker schwärzer. Das Plasma in dem Höcker scheint übrigens, wie HESSE (op. cit. p. 72) angibt, ganz hyalin.

Die Streifen der Pellicula sind auf der Fig. 13 deutlich hervortretend, wo sie als feine, parallel verlaufende Streifen dem „Knie“ entlang verlaufen, um hinten bei der Basis des Höckers sich etwas zu biegen und dann ganz aufzuhören. Trotz sorgsamen Suchens habe ich sie auf dem Höcker selbst nicht entdecken können. Dieselben Verhältnisse beschreibt HESSE in bezug auf *Monocystis agilis* (HESSE, op. cit. p. 72). Das Ende des Knies der Fig. 13 ist etwas mehr gefärbt als der übrige Teil, was auf Vorhandensein chromatischer Körner deutet. Solche sind auch im Plasma der Fig. 12 zu sehen. Chromatische Elemente in Form von Punkten und Streifen treten bisweilen in dem „Knie“ auf (Fig. 15). Bisweilen ist das Plasma des „Knies“ ganz ohne solche (Fig. 14). Man bemerke die Form des „Knies“ auf diesen beiden Figuren und besonders das ganz verschiedene Aussehen des Höckers. Auf der Fig. 14 hat dieser ein an das der Fig. 13 erinnerndes Aussehen. Jedoch ist hier die äußere Begrenzungslinie abgerundet. Das Entoplasma hat sich auch hier gegen die Basis stärker und gegen die Spitze schwächer gefärbt. Auf der Fig. 15 dagegen ist der Höcker ganz wie das übrige Plasma gefärbt und seine Form konisch wie in Fig. 13.

Wie HESSE (p. 72) nenne ich den Teil, der mit einer konischen Erhebung und einem „Knie“ versehen ist, den vorderen Teil, und das entgegengesetzte Ende den Hinterteil des Tieres. Wenn wir den Hinterteil betrachten, finden wir, daß dieser im allgemeinen nichts Besonderes aufweist (Fig. 12). Er ist anfangs gegen das Ende immer mehr zugespitzt. Dann laufen seine Seiten parallel um endlich hinten spitz abgerundet ineinander überzugehen. Oft finden sich in der Nähe dieses Endes Chromatinkörner, die übrigens

Digitized by Google

auch in anderen Stellen des Entoplasmas auftreten können. Das Hinterende ist selten gerade, meist wie auf Fig. 12 auf einer Stelle in einem stumpfen Winkel gebogen. In einem Falle, Fig. 16, war das Hinterende auf zwei Stellen gebogen. Diese knieförmige Krümmung scheint für *Monocystis agilis* sehr charakteristisch zu sein. Auch auf der Fig. XXVI HESSE's ist dieses „Knie" zu sehen (nicht mit dem „genou" zu verwechseln, mit welchem Ausdruck H. das oben geschilderte vordere Körperende beschreibt). Auf der Fig. 16 ist weiter eine Eigentümlichkeit zu sehen. die von den früheren Autoren gar nicht bei *Monocystis agilis* wahrgenommen worden ist. Man bemerkt nämlich in der Spitze, d. h. in dem hinteren Körperende, kleine spitzige Ausläufer, die wahrscheinlich nichts anderes sind als cuticuläre Auswüchse. Sie bilden einen Büschel von Spitzen, die sehr an das Verhältnis bei *Monocystis lumbrici* erinnern, wo man auch ähnliche solche Anhänge findet. Doch sind sie hier erheblich kleiner.

Im Plasma sieht man die Paramylumkörner von verschiedener Form, runde, dicke-ovale und schmälere, langgestreckte. Die letzteren sind die gewöhnlichsten (Fig. 17). Sie haben eine Länge von 5,2 μ und sind 1,56 μ breit. Auch HESSE hat solche gefunden von einer Dicke von 1,5 μ à 2 μ und einer Länge von 4 à 5 μ. Er hat auch runde, größere, zwar seltene Paramylumkörner gefunden, die einen Durchmesser von 7 à 8 μ hatten, gibt aber als das Normale die an, welche 3 μ dick und 6 μ lang sind (vgl. HESSE p. 77 nebst XXVIII, Fig. 10, 11, 14 und 18). Die Paramylumkörner der von H. untersuchten Exemplare sind, wie sowohl aus seiner Darstellung als auch aus seinen Figuren hervorgeht, verhältnismäßig dicker als die Paramylumkörner der hiesigen Exemplare. Das Verhältnis der Länge zu der Dicke ist bei den französischen *Monocystis agalis* 2, während diese Zahl für die schwedischen 3,3 ist.

In seiner Diagnose für diese Art sagt HESSE (p. 70) „Noyon sphérique". Dagegen heißt es in seiner allgemeinen Beschreibung: „C'est une vésicule sphérique ou ellipsoïdale". Von seinen Abbildungen hat nur die Fig. 18 einen bläschenförmigen Kern. Alle die übrigen, Fig. XXVI a u. b, Fig. 12, 13, 15, 16 und 17 zeigen mehr oder weniger ovale bis ellipsoidale Kerne. Ich habe sehr selten einen runden, nie einen völlig bläschenförmigen, sphärischen Kern, wie HESSE es in seiner Diagnose angibt, gefunden. Auf meiner Fig. 12 ist ein typischer Kern abgebildet. Er ist länglich oval und mit einem sehr deutlich merkbaren Nucleolus versehen. Auch der in Fig. 18 dargestellte Typus, ein etwas unregelmäßig gestalteter Kern, ist sehr häufig. Aber auch solche Kerne wie in Fig. 19 kommen,

Digitized by Google

obgleich selten, vor. Er ist in zwei Dimensionen sehr ausgezogen, und kann somit nicht einmal als ein ellipsoidaler Kern bezeichnet werden. HESSE's Diagnose, wonach der Kern eine sphärische Gestalt hat, stimmt also nicht mit dieser schwedischen Form und auch nicht völlig mit seinen eigenen Figuren und seiner allgemeinen Darstellung der Merkmale der Art überein. Wollte man also hinsichtlich des Kernes eine Diagnose für diese Art aufstellen, müßte man sagen: der Kern ist sehr polymorph, rund, oval, länglich oval, bisweilen in zwei Richtungen lang ausgezogen, immer mit nur einem stark färbbaren Nucleolus.

Nach alledem scheint es als ob wir in den hiesigen *Lumbricus rubellus* eine besondere, lokale Varietät der *Monocystis agilis* vor uns haben. Sie unterscheidet sich von der Hauptart durch die nur schwach ausgeprägte Krümmung des Körpers und durch das Vorhandensein von meistens nur langen und dünnen Paramylumkörnern. Wahrscheinlich werden wir aber durch weitere Untersuchungen alle Übergänge zwischen der typischen und dieser etwas abweichenden Form finden können. Daher habe ich es nicht für ratsam gehalten, diese Form aus dem Formenkreis *Moncystis agilis* auszuschalten.

6. *Monocystis ventrosa* n. sp.

Monocystis agilis, Forma b HESSE.

Fundorte und Wirtstiere: In *Lumbricus rubellus* aus Smedby, Växjö, Aneboda, Göteborg, Toppeladugård, Alnarp, Bergianska trädgården, Lund.

In *Lumbr. castaneus* aus Lund.

In *Eisenia foetida* aus Växjö (nur Cysten).

HESSE rechnet zu der Art *Monocystis agilis* sowohl die „dickeren“ als auch die „schlankeren“ Formen. Im vorgehenden habe ich mitgeteilt, daß ich die „dickere“ Form, die in den schwedischen *Lumbricus rubellus* und *Lumbricus castaneus* vorkommt, als eine neue Art, *Monocystis ventrosa*, n. sp. betrachte. Ich habe nämlich erstens bei der Untersuchung der Entwicklung dieser Art gefunden, daß die Cysten oval sind, während sie bei *Monocystis agilis* rund sind (J. CECCONI, 1902, p. 126. Pl. V, figg. 5, 6, 7 u. 8; LABBÉ, 1899, p. 38). Es würde sich vielleicht so verhalten, wenn man mit HESSE eine dickere Form von *Monocystis agilis* in *Lumbricus rubellus* und schlankere Formen in *Lumbricus terrestris* und *Lumbricus castaneus* annähme, daß z. B. andere Nahrungsverhältnisse, andere Zusammensetzung der Nahrung, oder jedenfalls andere neue Faktoren in diesem neuen Medium die „forme renflée“ hervorrufen. Wenn man, wie in Frankreich, diesen deutlichen Unterschied der Verbreitung von zwei ein-

Digitized by Google

ander so ähnelnden Formen findet, liegt jedenfalls eine solche Erklärung über den Einfluß von neuen Faktoren in neuen Wirtstieren sehr nahe. Mir scheint jedoch ein derartiger Schluß unberechtigt, wenigstens darf man ihn nicht ohne weiteres ziehen. Ich habe nämlich in den schwedischen *Lumbricus rubellus* und *Lumbricus castaneus* auch eine schlankere Form (Fig. 12) in denselben Wirtstieren gefunden, wo die dickere auch sehr häufig auftritt. Das gleichzeitige Auftreten beider Formen in derselben Tierart beweist, daß die polymorphen Eigenschaften nicht von veränderten Einflüssen in dem umgebenden neuen Medium im neuen Wirte herrühren; vielmehr handelt es sich hier um zwei verschiedene Arten. Da Hesse für seine *Monocystis agilis* in *L. rubellus* gar nicht die ovalen Kerne beschrieben hat, ist es vielleicht anzunehmen, daß die französische „dickere" Form nicht so spezialisiert ist wie die schwedische. Es dürfte jedoch von besonderem Interesse sein die französische *Monocystis agilis* in der weiteren Entwicklung zu verfolgen. Vielleicht handelt es sich auch dort um mehr als eine Art.

Daß die schwedische *Monocystis ventrosa* n. sp. nach Hesse's Meinung in der Art *Monocystis agilis* eingeordnet sein sollte, ist offenbar, da ich auch bei *Monocystis ventrosa* außer der bogenförmigen Krümmung eine „mucron conique" gefunden habe, zwar nicht so besonders entwickelt, aber doch ausreichend hervortretend um als eine konische, in Eisenalaunhämatoxylin (nach Heidenhain) dunkel gefärbte Erhebung wahrgenommen werden zu können.

Man könnte nun glauben, daß *Monocystis ventrosa* n. sp. nichts anderes als ein spätes Entwicklungsstadium von *Monocystis agilis* sei. Gegen diese Vermutung aber muß hervorgehoben werden, einerseits daß Hesse die schlankere Form von *Monocystis agilis* gar nicht in *Lumbricus rubellus* gefunden hat, was in einem solchen Falle zu erwarten wäre, denn dann sollte diese Form auch in den Vesiculae seminales der französischen *Lumbricus rubellus* als ein frühes Entwicklungsstadium der in diesem vorkommenden dickeren Form auftreten, andererseits, daß ich außer der großen *Monocystis ventrosa* sehr kleine Individuen gefunden habe, die erheblich kleiner waren als die schlankere *Monocystis agilis*, wodurch ich also zwei parallele Entwicklungsreihen von zwei verschiedenen Formen habe sehen können; und endlich der Umstand, daß die Cysten der *Monocystis ventrosa* oval sind, während sie bei *Monocystis agilis*, wie oben erwähnt wurde, rund sind. Auch hinsichtlich des inneren Baues der beiden Formen bestehen Unterschiede, indem die Paramylumkörner, die zwar bei beiden vorkommen, bei Betrachtung der gewöhnlichen

Digitized by Google

Ausstrichpräparate nur bei den schlankeren Formen erscheinen, was darauf beruht, daß das Ectoplasma bei der dickeren Form verhältnismäßig besser entwickelt ist.

Ich habe also die alte klassische Art, *Monocystis agilis*, in zwei verschiedene teilen können.

Wenn man dann eine neue Diagnose für *Monocystis agilis* geben würde, sollte sie also, wenn nun auch die dickere Varietät der *Monocystis agilis* (nach HESSE) in den Vesiculae seminales der französischen *Lumbr. rubellus* sich in der Entwicklung so verhält wie die schwedische *Monocystis ventrosa*, die Merkmale der dickeren Form der *Lumbr. rubellus* ausschließen. Das Vorkommen eines „Höckers" („mucron conique") ist also kein Charakteristikum der Art der *Monocystis agilis* allein.

Ich gebe hier die Beschreibung der von mir als eine neue Art aufgefaßten Form an. Sie unterscheidet sich von *Monocystis agilis* vor allem durch die in allen Entwicklungsstadien dickere Form, ebenso durch die scharfe Abgrenzung des kaudalen Teils vom übrigen Plasmakörper (Fig. 20). Auf der einen Seite ist der Körper wie bauchartig aufgetrieben, was mich veranlaßt hat der betreffenden Gregarine den Namen *Monocystis ventrosa* zu geben. Die Tiere sind oft sogar in so entwickelten Zuständen wie in Fig. 20 spärlich mit Haaren bedeckt. In dem Vorderende bemerkt man bisweilen einen dunkleren Teil, der dem „Fuß" oder dem „Knie" entspricht. Eine „mucron conique" (nach HESSE) ist nicht immer zu sehen. Jedoch tritt sie immer auf, obgleich sie im Verhältnis zu der Größe des Tieres ziemlich klein und bei mittleren Vergrößerungen kaum hervortretend ist. In Fig. 21 ist das Vorderende eines jungen Exemplars gezeichnet, bei welchem dieser kleine Höcker zu sehen ist. Sein Aussehen unterscheidet sich im völlig ausgestreckten Zustand von dem der *Monocystis agilis* dadurch, daß er nicht so spitz ausläuft. Er scheint ebenso wie bei dieser Art aus hyalinem Plasma aufgebaut zu sein, ohne innere Einschlüsse, aber mit Eisenalaunhämatoxylin stark färbbar. Über die Bedeutung dieser eigentümlichen Bildung weiß man bisher nichts. HESSE glaubt, daß der Höcker möglicherweise eine Rolle bei der Nutrition spielt.

Das Ectoplasma besteht aus einer feingestreiften Pellicula, einem dünnen Sarcoplasma und einem Myocyt von sehr kleinen Fibrillen.

Das Entoplasma (Fig. 21) scheint auf Ausstrichpräparaten eine wabige Struktur zu haben. Auf Fig. 22 ist ebenfalls ein Stück des Entoplasmas mit einem Kern aus einem Schnittpräparat abgebildet. Die wabige Struktur des Plasmas tritt auch hier sehr deutlich her-

Digitized by Google

vor. Hier und da in den Ecken der Waben liegen kleine Anhäufungen oder Punkte von chromatischen Partikelchen. Die Paramylumkörner sind oval, von verschiedener Größe in den beiden zur Encystierung schreitenden Tieren (Fig. 99).

Der Kern ist länglich-oval oder auch in zwei Richtungen noch mehr ausgezogen. Bisweilen nähert er sich der Bläschenform, aber ist niemals ganz rund. Auf der Fig. 20 ist ein Tier mit ovalem Kern gezeichnet. Der Nucleolus hat auch eine ovale Form. Einen ebensolchen Kern stellt Fig. 23 dar. Er ist oval, an dem einen Ende etwas zugespitzt und mit einem mehr rundlichen Nucleolus versehen. In der einen Hälfte des Kernes liegt ein breiter Streifen mit in Eisenalaunhämatoxylin färbbarer Substanz. Bisweilen streckt sich der Kern mehr (Fig. 24). Er hat jetzt eine länglich-ovale Gestalt oder ist sogar noch mehr ausgezogen. Der Kern kann sich bisweilen noch mehr in zwei Richtungen entwickeln. Er nimmt dann gewöhnlich eine Spindelform mit zugespitzten Enden an. So ist in der Fig. 25 ein solcher quergestellter Kern gezeichnet, der sich fast durch die ganze Körpermitte des Tieres erstreckt. Wenigstens auf der einen Seite vereinigen sich seine Wände mit der Wand des Tieres. Auf der anderen Seite konnte dies nicht mit Sicherheit konstatiert werden. Vielleicht setzt sich der Kern in dieser Richtung noch weiter fort, was allerdings nicht zu sehen war, weil diese Figur einem wohl entwickelten Tier eines gewöhnlichen Ausstrichpräparates entnommen war, wodurch die relativ dicke Pellicula nebst den Plasmakörnelungen das weitere sichere Verfolgen der Kernmembran verhinderten. Der Nucleolus ist in diesem Falle oval. Er ist von einem etwas helleren Hof umgeben, und außerdem befindet sich in seiner Nähe ein Chromatinpartikelchen, das auch seinerseits von einem helleren Hof umgeben ist, der von einem dunkleren Ring begrenzt wird.

Ein beinahe ovaler Kern ist aus einem Schnittpräparat und mit höherer Vergrößerung auf der Fig. 26 gezeichnet. Die Konturen sind nicht eben, sondern verlaufen in schwachen Wellen. Im oberen Teil gehen die Seitenwände unter einem spitzen Winkel ineinander über. Der Nucleolus ist auch gegen diese Seite etwas zugespitzt und erinnert somit einigermaßen an die Form des Nucleolus. Er ist außerdem teilweise von einem helleren Ring umgeben, der gegen das Caryoplasma durch eine etwas dunklere Zone begrenzt wird. In dieser Zone liegen hier und da kleine Chromatinkugeln. Wie oben angeführt wurde, gibt es außer diesen mehr oder weniger ovalen Kernen auch sehr zugespitzte. In der Fig. 27 haben wir einen

Digitized by Google

solchen Kern, dessen beide äußersten Enden infolge des Schnittes jedoch nicht mitgenommen wurden. Der Nucleolus ist länglich-oval und von einem helleren Hof umgeben.

Es scheint demnach, als ob man zwei verschiedene Typen von Nucleoli unterscheiden könnte, rundlich-ovale bis länglich-ovale, den beiden Kerntypen ovale und länglich-ovale entsprechend. Dies trifft indessen nicht immer zu. Der Nucleolus ist hinsichtlich seiner Form keine so stabile Bildung. Er ändert sich wahrscheinlich nach den verschiedenen physiologischen Zuständen. So kommt es, daß wir in der Fig. 28 einen Nucleolus sehen, der etwa dieselbe Form wie in Fig. 26 hat, trotzdem der ersterwähnte einen sehr langen Kern angehört. In der Nähe des Kernkörperchens liegen kleine Chromatinelemente. Ein Teil dieses Kernes ist in Fig. 29 abgebildet, wo auch Chromatinkörperchen zu sehen sind. Einige von ihnen haben ein dunkleres mehr färbbares Zentrum und eine etwas hellere Peripherie. Der Kern endet etwas zugespitzt nahe der ectoplasmatischen Wandung. Die Fig. 22 stellt einen gegen das eine Ende gebogenen Kern dar. Auch dieser gehört dem längeren Typus an. Im Kern bemerkt man Chromatinkörner verschiedener Größe und kleine Chromatinbälkchen.

Von den oben genannten Typen des Nucleolus ist der in Fig. 24 dargestellte abweichend. In diesem Falle sieht man neben dem ovalen Nucleolus noch einige Chromatinkörnchen, die wahrscheinlich vom Caryosom stammen. Ganz in der Nähe des Caryosoms liegt ein solches Körnchen und etwas entfernt davon noch ein etwas größeres Korn, das allem Anschein nach in einer Teilung begriffen ist. Seine Einschnürung in der Mitte tritt jedenfalls ganz deutlich hervor. Gegen die andere Spitze des Kernes liegt noch ein Körnchen. Hesse gibt für *Monocystis agilis* an, daß bisweilen mehrere Kernkörperchen vorhanden sind und fügt hinzu: „mais c'est une exception“ (Hesse op. cit. p. 77). Man könnte diese Körnchen vielleicht für Kernkörperchen ansehen. Dieses Zersprengen des Caryosoms, falls wir es so betrachten, ist auch bei der hiesigen *Monocystis ventrosa* eine ziemlich seltene Erscheinung. Das Zersprengen des Nucleolus scheint besonders bei älteren Individuen vor sich zu gehen, die encystierungsfähig sind. In dem Kapitel über die Entwicklung dieser Art werden diese Verhältnisse weiter erörtert.

Man kann also zwei Hauptarten von Kernen unterscheiden, rundliche bis gedrungen-ovale und länglich-ovale bis spindelförmige. Im allgemeinen ist der Kern mit nur einem stark färbbaren Nucleolus versehen.

Digitized by Google

Die Bewegung erfolgt durch innere Plasmastömungen, wodurch der hintere, zugespitzte Teil sich ausstreckt. Das Plasma strömt danach von diesem ausgestreckten Teil nach dem mittleren Teil des Körpers zurück, der dadurch anschwillt. Von diesem geht der Plasmastrom nach vorn in das „Knie“ hinein, das sich dann ausstreckt um sich danach gleich wieder zurückzuziehen. Dann fängt das Plasma wieder an nach hinten zu strömen, und dieselbe Bewegung wiederholt sich.

Die Größe einiger Exemplare war:

	Länge	Breite
	1) 182,6 μ	135,2 μ
	2) 173,3 μ	99,66 μ
	3) 173,3 μ	124,7 μ
	4) 160,3 μ	105 μ
	5) 109,4 μ	72,11 μ
Der Kern:		
	1) 43,3 μ	13,22 μ
	2) 31,84 μ	10,39 μ
	3) 27,07 μ	20,8 μ
Die Cysten:		
	1) 185,4 μ	155,9 μ
	2) 207,1 μ	153,8 μ
	3) 216,6 μ	181,9 μ
	4) 223,1 μ	180,7 μ

7. *Monocystis acuta* n. sp.

Fundorte: Lund, Smedby, Berg. Trädgården.

Monocystis acuta kommt in den Ves. sem. von *Lumbricus rubellus* und *Lumbricus castaneus* vor, tritt aber sporadisch auf. Bisweilen ist das Wirtstier mit mehreren Individuen von dieser Gregarine infiziert, manchmal aber versucht man vergebens ein einziges Exemplar zu finden. Der Name *Monocystis acuta* ist dem Tier beigelegt worden wegen des spitz auslaufenden Hinterendes (Fig. 30). Von *Monocystis agilis* Stein ist *Monocystis acuta* durch den verhältnismäßig geraden Körper zu unterscheiden, welcher jedenfalls immer ohne die von Hesse für *Monocystis agilis* beschriebene Krümmung ist. Ein anderes Merkmal ist das völlige Fehlen des „Fußes“ und des Höckers („le mucron conique“ nach Hesse). Ebenso ist der Kern bei diesen Arten konstant verschiedenartig. Während er bei *Monocystis agilis* eine ziemlich runde oder ovale Form hat, ist er bei *Monocystis acuta* immer langgestreckt. In Fig. 30 ist er an den beiden Enden stumpf abgeplattet und etwas erweitert. Der Nucle-

Digitized by Google

olus ist oval, verhältnismäßig klein aber stark gefärbt. Dieser langgestreckte Typus von Fig. 30 ist nicht selten. Es gibt aber auch andere Formen des Kernes. So zeigt Fig. 31 einen ovalen, schwach gebogenen Kern, mit einem abgerundeten und einem zugespitzten Ende. Der Nucleolus ist in diesem Falle auch sehr lang, an den beiden Enden angeschwollen. Von den beiden Anschwellungen ragen einige kurze Ausläufer in den Kern hinaus. Einen ähnlichen Kern stellt Fig. 32 dar. Auch er ist gestreckt und mit einem langen Nucleolus versehen. In dem einen Pole befindet sich ein Chromatinkörnchen, das mit dem eigentlichen Nucleolus durch einen zarten Chromatinfaden in Verbindung steht. Der andere Pol ist etwas abgerundet. Man sieht auf dieser Figur einen Teil der Körperwand der Längsseite des Tieres. Der Kern nimmt gegen diese eine senkrechte Stellung ein. Die Längsachse des Kernes hat also hier eine ganz andere Stellung als in Fig. 30, wo sie beinahe mit der Längsachse des Körpers zusammenfällt. Man hat auch in Fig. 32 vielleicht ein schönes Beispiel dafür, daß eine Art Kommunikation zwischen Kern und Plasma stattfindet. Ein dunkler Plasmastreifen, etwas breiter als der Kern, zieht nämlich von der Kernwandung nach dem Ectoplasma zu, und es scheint mir wahrscheinlich, daß hier ein Stoffaustausch zwischen Kern und Plasma stattfindet.

Bei *Monocystis ventrosa* habe ich ähnliche Kern-Plasmaverbindungen oft beobachtet; bei *Monocystis densa* scheinen sie auch sehr häufig zu sein, obgleich sie dort den Kern ganz umgeben und nur in das Entoplasma sich hineinstrecken.

Drzewecki hat auch eine Art Kommunikation zwischen Kern und Plasma bei den ausgewachsenen *Monocystis agilis* beobachtet, glaubt aber bewiesen zu haben, daß diese Verbindung zu einer vollständigen Auflösung des Kernes leitet (Drzewecki 1903, p. 112). Ich habe niemals eine solche Auflösung bei den ausgewachsenen Individuen der hiesigen Art beobachtet. Vielmehr behält der Kern, wie aus Fig. 32 hervorgeht, seine Individualität vollständig. Nach Drzewecki soll der Auflösungsprozeß damit anfangen, daß der Nucleolus sich ganz auflöst. Ohne die Richtigkeit der Beobachtungen Drzewecki's bei *Monocystis agilis* bestreiten zu wollen, scheint es mir jedoch im vorliegenden Fall, als ob ein solches Degenerieren des Kernes nicht vorliege. Bei ganz kleinen Exemplaren von 70 μ Länge und 11 μ Breite habe ich oft den Kern ganz verschwunden gesehen.

Fig. 33 stellt das Hinterende eines solchen Tieres dar. Wahrscheinlich ist die Kernsubstanz diffus im Entoplasma verteilt. Jedenfalls sind stark sich färbende Körperchen im Plasma zu beobachten.

Digitized by Google

Ebenso zeigt uns Fig. 34 einen solchen Teil des Hinterendes eines Tieres ohne Kern. Da die kleineren Tiere bei der vorliegenden Art oft ohne Kerne sind, ist es anzunehmen, daß der Kern bei ihnen aufgelöst ist, wie DRZEWECKI bei ausgewachsenen *Monocystis agilis* gefunden hat. Bei *Monocystis acuta* scheint es also wahrscheinlich, daß der Kern sich bei den jungen Tieren auflöst, um sich dann bei älteren Individuen wieder neu zu bilden, und die eben von mir beobachteten Stadien, wo der Kern und das Plasma in nähere Berührung getreten sind, dürften möglicherweise als eine Regenerationserscheinung des neugebildeten Kernes angesehen werden.

DRZEWECKI erwähnt auch ein Regenerieren des Kernes im ausgewachsenen Zustande der *Monocystis agilis*. Der Unterschied in dem Kernplasmaverhältnis bei der Entwicklung dieser beiden Gregarinen, *Monocystis agilis* und *Monocystis acuta*, liegt somit darin, daß bei der vorigen sowohl das Degenerieren als auch das Regenerieren des Kernes bei den ausgewachsenen Exemplaren erfolgt, während bei *Monocystis acuta* das Auflösen des Kernes bei ganz jungen Individuen, das Regenerieren dagegen bei den ausgewachsenen eintritt.

Eine im Zusammenhang mit diesen Erscheinungen stehende Frage ist die nach der Herkunft des Materials zum neuen Aufbau des Kernes. Zunächst gilt es, die Herkunft des Chromatins zu bestimmen, weil das Chromatin von den Kernsubstanzen die am leichtesten nachweisbare Substanz ist. Für die Entscheidung dieser Frage ist es sehr wichtig auch die Veränderungen, die die Paramylumkörner erleiden, mit in Betracht zu ziehen. Wie aus Fig. 32 hervorgeht, gibt es im Plasma Paramylumkörner, die den Kern umgeben mit Ausnahme von der Stelle, wo das dunkle Feld auftritt. Dort sind sie ganz verschwunden. Eben daß sie verschwunden sind, daß sie also einmal an dieser Stelle vorhanden waren, beweist der Umstand, daß ich sie bei kleineren, nicht so entwickelten Exemplaren, rings um den Kern immer habe finden können.

Diese Paramylumkörner sind also einmal vorhanden und verschwinden später. An deren Stelle findet man dann das dunklere Feld. Wie man ganz gut sehen kann, liegen in diesem kleine Chromatinkörner von derselben Färbbarkeit wie der Nucleolus. Die Körner, drei an Zahl, sind von einem etwas helleren Hof umgeben. Links auf der Figur liegt auch ein Chromatinbändchen, etwas gebogen und wie von zwei Körnern zusammengesetzt. Um diese Figur besser zu verstehen ist es wichtig auch die in Fig. 35 wiedergegebenen Verhältnisse zu berücksichtigen, die das Hinterende desselben Tieres darstellt. Auch hier findet sich ein durch fast das

Digitized by Google

ganze Hinterende sich erstreckendes Wölkchen von dunkel gefärbtem Entoplasma. In diesem treten dunklere, sehr kleine Körner auf, die zu kleinen Ketten oder Fäden vereinigt sind. In diesem Plasma, in dem die dunkel gefärbten Körner liegen, sind keine oder nur einzelne Paramylumkörner zu sehen. Links oben auf der Figur liegt ein großer nucleolusähnlicher Haufen von Chromatin. In der nächsten Nähe des Chromatinkörpers sind gar keine Paramylumkörner vorhanden. Da solche bei jüngeren Exemplaren in diesem Körperteile sehr dicht liegen (Fig. 34) muß man wohl annehmen, daß sie auch ursprünglich hier in diesem Tier vorhanden waren, daß sie aber infolge irgendeiner Ursache verschwunden sind, und es scheint mir am wahrscheinlichsten, daß sie aufgelöst worden sind. Es geht nämlich bei einer näheren Untersuchung der betreffenden Präparate der Fig. 33 und 35 hervor, daß wahrscheinlich digestive Prozesse vor sich gehen, durch welche die Paramylumkörner aufgelöst werden. Wahrscheinlich braucht der Körper die in den Paramylumkörnern befindliche Nahrung für seine weitere Entwicklung. Vergleicht man dann wieder die beiden Figuren (32 und 35), dürfte man finden, daß in dem einen Fall (Fig. 35) die Paramylumkörner im Begriffe sind, sich aufzulösen, worauf die ungleiche Form und Größe der Körner deuten, während im anderen Fall (Fig. 32) die Paramylumkörner in der Angriffszone schon ganz aufgelöst sind. Gleichzeitig mit dem Auflösungsprozesse treten stärker färbbare Wölkchen und Körner auf.

Ähnliche Resorptionsprozesse hat Hesse (1909) bei *Monocystis agilis* beobachtet. Auch dort kommen während der Resorption ungleich gestaltete Paramylumkörner sowie in deren Nähe „Chromidien" vor. Hesse unterscheidet solche „formations chromatoïdes", die vor der Entwicklung der Paramylumkörner auftreten und solche, welche bei der Resorption der letzteren erscheinen. Auch Drzewecki (1903) erwähnt eine Abnahme der Paramylumkörner im Zusammenhang mit einem intensiven Wachstum der Gregarine.

Man kann sich die oben erwähnten stark färbbaren Körnchen im Entoplasma entweder als vom Kern abstammende Chromatingebilde denken, die dann bei der Resorption der Paramylumkörner tätig sind, oder sie als bei der Resorption der Paramylumkörner neugebildete Produkte betrachten.

Ebenso wie Drzewecki halte ich einen Teil des Chromatins für im Entoplasma entstanden. Drzewecki schreibt von diesen Chromatingebilden (Drzewecki 1903 p. 120): „Sie entstehen durch Nahrungsaufnahme und individualisieren sich sofort zu chromatinähnlichen, stark färbbaren Körnchen, die oft zur Neubildung des Kernes dienen,

Digitized by Google

oder wenigstens während dieses Prozesses in den Kern gelangen." Drzewecki hat auch die interessante Tatsache wahrgenommen, daß das Chromatin bei *Monocystis porrecta* (syn. *Nematoc. magna*) zuerst in dem vorderen Teil des Tieres entsteht, mittels dessen das Tier in der Samenblasenwand versteckt sitzt. Die Tiere nehmen wahrscheinlich wenigstens einen großen Teil ihrer Nahrung mittels dieses Teiles auf. Für *Monocystis agilis*, die frei in den Samenblasen lebt, erscheinen die Chromatinkörperchen dagegen auf der einen Seite der Körperwandung. Ohne die Richtigkeit der Beobachtungen Drzewecki's bestreiten zu wollen, halte ich es für nicht unwahrscheinlich, daß die Chromatingebilde auch entstehen können im Zusammenhang mit der Auflösung der Paramylumkörner. Jedenfalls deutet die Fig. 35 auf einen solchen Aufbau von Chromatinpartikelchen hin, die ziemlich zahlreich in diesem Tiere auftreten trotz des Vorhandenseins eines völlig ausgebildeten Kernes. Man könnte nun zwar diese Chromatingebilde als im Kern ursprünglich entstanden ansehen. Dies ist auch möglich, jedoch deutet meiner Meinung nach die Fig. 35 eher auf ein Entstehen der Gebilde bei der Auflösung der Paramylumkörner.

Daß die Chromatinmenge jedenfalls während der individuellen Entwicklung wächst, kann man nicht nur aus theoretischen Erwägungen, sondern auch durch unmittelbare Beobachtungen verstehen. So hat Hesse gezeigt, daß bei jungen Individuen von *Monocystis agilis* von 19,5 μ Länge, 10,5 μ Breite der Kern 7,5 μ, der Nucleolus 3,10 μ ist, während bei Tieren von 435 μ Länge, 27 μ Breite der Kern 33 μ Länge, 7 μ Breite und der Nucleolus 7,5 μ Länge, 4,5 μ Breite hat. Der Nucleolus hat sich also von 3,10 μ Durchmesser bis zu 7,5 μ Länge, 4,5 μ Breite entwickelt.

Hesse hat andererseits auch sehr kleine Exemplare der Art gefunden, das kleinste (Hesse, p. 79) von 4,5 μ Länge, 3,75 μ Größe. Vergleicht man diese Zahlen miteinander, wird man finden, daß die sehr kleinen Individuen von 4,5 μ Länge und 3,5 μ Breite also erheblich kleiner sind als der Nucleolus bei den größten Exemplaren (7,5 μ Länge, 4,5 μ Breite). Es ist also auffallend, daß der Nucleolus wächst, sein Volumen wird sogar erheblich größer als das Tier im ganzen im Jugendstadium ist. Die Chromatinmenge wächst somit während der Entwicklung der Gregarine. Man könnte vielleicht eben die mit Eisenalaunhämatoxylin schwarz sich färbenden Körnchen, die während der Auflösung der Paramylumkörner auftreten, als Chromatingebilde betrachten, die wenigstens einen Teil der Chromatinmenge des Nucleolus während dessen Entwicklung liefern. Diese Frage ist aber sehr schwierig endgültig zu entscheiden.

Digitized by Google

In jüngeren Entwicklungsstadien von *Monocystis acuta* findet man sehr oft kernlose Individuen. So zeigt uns Fig. 33 das Hinterende eines solchen Tieres von 70,81 μ Länge, 11,05 μ Breite, das keinen Kern besitzt. Vermutlich ist der Kern als diffus im Plasma ausgebreitet aufzufassen. Die in diesem Falle wahrnehmbaren Chromatinkörnchen sind sehr hervortretend. Es sind runde, stark färbbare Körnchen, die sich bisweilen zu zweien zusammenschließen. Von den Paramylumkörnern liegen zwei große, von normaler Form, längs der Längsachse des Tieres und außerdem einige kleinere an deren Seiten; in der Spitze liegt auch eine Reihe von vier kleinen Paramylumkörnchen. Die Größe der größeren Körnchen ist 4,29 μ Länge, 2,99 μ Breite, erheblich größer als bei den ausgewachsenen Individuen vom Typus Fig. 35 (303 μ Länge, 33,79 μ Breite), wo die größten nur 3,1 μ Länge und 1,56 μ Breite erreichen. Ein Zwischenstadium ist auf der Fig. 34 gezeichnet. Das Tier hat eine Länge von 176,8 μ, eine Breite von 33,36 μ im breitesten Durchmesser. Dort sind fast alle Paramylumkörner gleich groß, 5,85 μ in Länge, 3,25 μ in Breite. Die kleinen reihenartig geordneten vier Paramylumkörner der Fig. 33, die in der Spitze liegen, entsprechen hier den großen, auch reihenartig geordneten Paramylumkörnern, die auch in der Spitze liegen. Da das Tier auf der Fig. 34 176,8 μ lang ist, während das Tier der Fig. 33 nur eine Länge von 11,5 μ hat, muß man schließen, daß die vier kleinen Paramylumkörnchen des letzten Tieres sich eben im Aufbau befinden. Bei beiden Exemplaren war, wie oben angeführt wurde, kein Kern nachweisbar. Wenn die Paramylumkörner fast ganz aufgebaut sind (Fig. 34), befinden sich im Entoplasma nur geringe Mengen nachweisbaren Chromatins.

Es scheint also, als ob bei den kernlosen jungen Gregarinen ein Aufbau von Paramylumkörnern stattfinde, ebenso wie Drzewecki es für *Monocystis agilis* gefunden hat. Das Chromatin wird dabei selbst unansehnlicher. Dann erscheinen wieder Chromatinkörperchen im Entoplasma, die Paramylumkörner werden stellenweise resorbiert, auch wenn der Kern, der bei den jungen fehlt, restituiert ist.

Diese allerdings schwer zu entscheidenden Fragen leiten, wenn sie sich nun durch weitere Untersuchungen als richtig erweisen, zu einigen Reflexionen über. Wenn man an einen Aufbau von Paramylumkörnchen bei jüngeren Individuen und an eine Resorption der Paramylumkörner bei ausgewachsenen Individuen denkt, könnte man die Monocystideen, da die meisten von diesen Paramylumkörner enthalten, in zwei verschiedene, freie Stadien einteilen, die aller-

Digitized by Google

dings nicht so scharf gesondert wie die der Polycystideen zu sein scheinen, deren Unterschiede jedoch durch biologisch nachweisbare Merkmale bedingt sind. Das eine dieser Stadien umfaßt die jüngeren Formen bis zum völligen Aufbau der Paramylumkörner. Es ist somit ein vegetatives Entwicklungsstadium. Das zweite Stadium ist durch die Resorption der Paramylumkörner charakterisiert, durch den Wiederaufbau des Chromatins sowie durch das völlige Restituieren des Kernes. Die Tiere sind dann zur Encystierung fähig. Dieses Stadium wäre somit mit dem Sporontenstadium der Polycystideen vergleichbar. Diese Einteilung entspricht jedenfalls mehr den natürlichen Verhältnissen, als wenn man die polycystiden Gregarinen in Cephalonten und Sporonten einteilt. Für die polycystiden Gregarinen hat man nämlich nur morphologische Charaktere berücksichtigt, das Vorhandensein oder Fehlen eines Epimerits; jedoch liegt in dem bloßen Namen Sporonten ein biologisches Merkmal. Außerdem verlieren die Polycystideen ihr Epimerit zu ganz verschiedenen Zeiten. Einige, schon wenn sie als sehr kleine Gregarinen die Darmwand verlassen, andere erst viel später. Die Sporonten schließen also in vielen Fällen ein vegetatives und ein adjungationsreifes Stadium ein. Die Bezeichnung „Sporont“ ist also nicht besonders glücklich gewählt.

8. *Monocystis arcuata* Boldt.

Martin Boldt hat im Jahre 1910 eine *Monocystis arcuata*, die in den Vesiculae seminales von *Lumbricus castaneus* Sav. und (seltener) von *Lumbr. rubellus* Hoffm. vorkommt, beschrieben. Die Wirtstiere waren in Ostpreußen eingesammelt, die einzige Stelle, wo diese Art bisher angetroffen wurde. Es ist daher von besonderem Interesse, daß diese Gregarine von mir in Schweden angetroffen worden ist, wo ich sie nur sehr selten und von den 22 untersuchten Gegenden nur in Lund gefunden habe. Hier aber habe ich, obgleich ich mehrere hundert Exemplare von *Lumbr. castaneus* Sav. und *Lumbr. rubellus* Hoffm. zu jeder Jahreszeit untersucht habe, diese Art niemals in diesen Wirtstieren gefunden. Dagegen tritt sie, obgleich ziemlich selten, in *Eisenia foetida* Sav. auf.

Von den hier auftretenden Repräsentanten der Art habe ich bisher nur solche von Maximum 430,6 μ Länge, 18,19 μ Breite im fixierten Zustand gefunden. Der Kern mißt bei solchen Exemplaren 22,96 μ Länge, 7,36 μ Breite. Daß die von Martin Boldt beschriebenen bis zu 750 μ lang sind, kann darauf beruhen, daß sie mehr entwickelt waren als die von mir hier in Lund eingesammelten.

Digitized by Google

Ebenso wie Boldt habe ich gefunden, daß das Epicyt feingestreift ist, was auch bei fixierten und gefärbten Exemplaren und dann besonders gegen die spitz auslaufenden Enden sehr deutlich zutage tritt. Die kleine konische Erhebung der konvexen Seite tritt auch bei den hiesigen Exemplaren auf (Fig. 36. 37). Sie scheint, wie Boldt es auch beschrieben hat, kein Entoplasma im Innern zu haben, sondern ist ganz hyalin. Ein Myocyt habe ich wie Boldt nicht wahrnehmen können, was auch wegen des spärlichen, mir zur Verfügung stehenden Materials nicht zu erwarten war.

Das Entoplasma ist feinkörnig. Der Kern ist länglich-oval und schließt einige kleinere dunklere Körper ein, die ich als Kernkörperchen deute. Er ist in dem mittleren Teil des Tieres gelegen. Die Tiere waren bogenförmig gekrümmt, sowohl im Leben als fixiert, obgleich ich keine so hervortretende Krümmung wie bei den ostpreußischen Exemplaren der Art habe finden können (vgl. Boldt die Figur p. 60). Daß ich diese Art mit *Monocystis arcuata* Boldt identifiziert habe, obgleich der Kern nicht wie bei der ursprünglich beschriebenen Art fast immer 2—3 Kernkörper hat, sondern der Nucleolus aus mehreren kleinen dunkleren Körnern zu bestehen scheint, und obgleich die bogenförmige Krümmung nicht so hervortretend ist, beruht auf allen den übrigen mehr wesentlichen Merkmalen, wie das Verhältnis zwischen Länge und Breite, das Vorhandensein und die Lage eines kleinen Höckers der konvexen Seite, die mikroanatomische Plasmastruktur, die Lage und Form des Kernes, welche sämtliche Merkmale bei der Gregarine sowohl aus Ostpreußen als aus Schweden gut übereinstimmen.

Ich habe diese Art aus Schweden etwas näher erörtert, weil es mir nicht unwichtig erscheint, daß Arten, die an einem nicht vorher untersuchten Orte angetroffen werden, auch betreffs der mehr unwesentlichen, abweichenden Merkmale untersucht werden, und dies darum, weil lokale Variationen bei völliger Kenntnis der Art in ihrem vollständigen Variationskreis von Bedeutung werden müssen.

Allem Anschein nach muß diese Art im System nicht so weit entfernt von *Monocystis agilis* plaziert werden. Das Vorhandensein einer „mucron conique“, sowie die scheinbar durch das mikroskopische Bild hervortretende Asymmetrie — in Wirklichkeit aber sind die beiden Arten bilateral symmetrisch — sind Eigenschaften, die nebst der trägen Bewegung beiden zukommen.

Digitized by Google

9. *Monocystis Hessei* n. sp.

Fundorte: Kågeröd, Veberöd, V. Sallerup. Ryd (in Sandby), Uppåkra.
Wirtstiere: *Lumbr. terrestris* L. Müll. aus Kågeröd und Veberöd.
Lumbr. rubellus Hoffmstr. aus V. Sallerup, Veberöd, Ryd (in Sandby), Uppåkra.

Monocystis Hessei n. sp. ist eine Gregarine, die, wie aus dem obigen Verzeichnis der Fundorte und Wirtstiere hervorgeht, ziemlich allgemein im südlichen Schweden vorkommt. In der Lundafauna habe ich sie jedoch nie angetroffen, obgleich ich während fünf Jahren Material aus Lund und der nächsten Umgebung dieser Stadt untersucht habe und obgleich ich ca. 3000 Lumbriciden von dieser Stadt eingesammelt und untersucht habe. Außerdem muß ich bemerken, daß diese Gregarine in Uppåkra sehr selten ist. Dagegen ist sie in den Wirtstieren aus Kågeröd, Veberöd, V. Sallerup und Ryd (in Sandby) sehr allgemein und ich dürfte aus diesen Gegenden mehrere hundert Individuen dieser Monocystidee entnommen haben

Die Tiere haben eine Gestalt, die in den Figuren 38 a und b dargestellt ist. Entweder ist die Gestalt wie in Fig. 38 a an den beiden Körperenden zugespitzt und mit einer deutlich hervortretenden Verdickung im mittleren Körperteil, oder sie ist, wie Fig. 38 b zeigt, ohne eine so markante Verdickung und infolgedessen gegen die Körperenden nicht so scharf sondern ebener zugespitzt. Diese sind die beiden Körpertypen, die man stets findet, und zwischen denen alle Übergänge vorkommen. Beide Figuren sind nach dem Leben gezeichnet. In Fig. 39 ist ein anderes Individuum im fixierten Zustand gezeichnet, das an die in Fig. 38 a gezeichnete Gregarine erinnert. Jedoch ist zu bemerken, daß der verdickte Teil des Körpers mehr dem einen Körperende bei dieser Gregarine (Fig. 39) genähert ist.

In den in physiologischer NaCl-Lösung gehaltenen Präparaten tritt die pelliculäre Streifung sehr deutlich zutage. Sie ist in den Fig. 38 a u. b abgebildet. Die Streifen verlaufen meridional vom Vorder- bis zum Hinterende der Gregarine. Diese Anordnung der Strien tritt sehr gut bei völlig ausgestreckten Tieren hervor (Fig. 38 b) und ist sowohl in den Körperenden als auch in der Körpermitte sichtbar. Bei den mehr oder weniger kontrahierten Tieren dagegen (Fig. 38 a) behalten die Streifen diese Richtung nur im mittleren Körperteil, welcher mehr erweitert ist. Ob sich infolge dieser Erweiterung des mittleren Körperteils ihr Abstand voneinander vergrößert, habe ich wegen des äußerst geringen Abstandes der Strien nicht sehen können. Obgleich eine solche Plastizität der Pellicula

Digitized by Google

nicht à priori unmöglich erscheint, glaube ich jedoch, daß der Plasmaleib infolge einer anderen Vorrichtung trotz dem Vorhandensein einer relativ festen Pellicula imstande ist sich zu erweitern und zusammenzuziehen. Wenn man nämlich solche lebenden Gregarinen betrachtet, findet man, wie Fig. 38 b dies zeigt, daß einige Streifen hier und da mehr markiert sind als die übrigen. Ich habe dies so gedeutet, daß die Streifen auch hier möglicherweise größer sind, und daß bei solchen Stellen die Körperfläche vielleicht etwas eingebuchtet ist. Vielleicht sind diese „Streifen" also nicht Streifen im eigentlichen Sinne, sondern kleine Falten, die, wenn das Entoplasma hier mehr angehäuft ist und der fragliche Körperteil infolgedessen erweitert wird, wieder ausgeglichen werden.

Während somit die Streifen im mittleren Körperteil (Fig. 38 a) bei in den Enden kontrahierten Individuen meridional verlaufen, so gehen sie in dem zugespitzten Vorderteil in großen bogenförmigen Krümmungen.

Die pelliculären Streifen treten auch bei fixierten und gefärbten Individuen, obgleich nicht so deutlich wie bei lebenden Gregarinen, hervor. Die Pellicula ist sehr dünn, ebenso die ganze ectoplasmatische Wandung außer in dem einen Körperende, das ich als das vordere bezeichnen will. In diesem Teil (Fig. 38 a, 39 und 40) ist die ectoplasmatische Wandung sehr verdickt. Ich habe diese Bildung als hauptsächlich vom Sarkocyt gebildet angesehen und habe drei Beweise hierfür: Erstens bemerkt man bei solchen Tieren bisweilen eine äußerst feine hyalin aussehende Wandung, die hier und da deutlicher ist und welche diesen Vorderteil umkleidet. Diese dünne Wandung muß ich als die Pellicula ansehen. Der innerhalb dieses hyalinen Teiles liegende, dunkler gefärbte, dickere Teil der ectoplasmatischen Wandung muß somit als das Sarcoplasma angesehen werden. Zweitens ändert sich die Dicke dieses dunkleren Teiles je nach den Bewegungen des Tieres. Bei solchen Tieren, die an dem Vorderende kräftig zusammengezogen sind, wird dieser Teil dicker (Fig. 40 u. 38 a). Bei Gregarinen dagegen, die dieses Vorderende nicht zusammengezogen haben (Fig. 38 b, das am meisten zugespitzte Ende), ist dagegen diese Lage nicht so dick. Es muß schon hier hervorgehoben werden, daß die Fig. 38 a u. b ein und dasselbe Tier vorstellen; die eine Figur wurde im kontrahierten Zustande der Gregarine gezeichnet, die andere im erschlafften, d. h. nicht kontrahierten Zustand. Wenn somit die unter der äußeren, hyalinen Lage sich befindende dunklere Lage in einem Falle, bei der kontrahierten Gregarine, verhältnismäßig dick ist, im

Digitized by Google

anderen Falle, bei der nicht kontrahierten Gregarine, verhältnismäßig dünn, so muß daraus unzweifelhaft folgen, daß diese Lage durch eine nicht geringe Plastizität ausgezeichnet ist, die sich wahrscheinlicher beim Sarkocyt als bei der Pellicula vorfinden muß. Auch aus dieser Ursache habe ich also diese dunklere Schicht als das Sarkocyt angesehen. Der dritte Beweis hierfür ist ein Analogiebeweis. Bei *Monocystis lumbrici* Henle hat Hesse gefunden (Hesse op. cit. p. 61), daß das Sarkocyt in ähnlicher Weise eine deutliche Plastizität zeigt. Bei dieser Gregarine ist das Sarkocyt mit meridional verlaufenden Längsfurchen versehen, welche parallele Seiten voneinander scheiden. Diese sind bei den in Ruhe sich befindenden Gregarinen kaum wahrnehmbar, aber bei Kontraktion der Körperwandung werden sie gleichzeitig schmäler und an der kontrahierten Stelle dicker. Wenn somit unzweifelhaft das Sarkocyt bei *Monocystis lumbrici* Henle eine mit den Kontraktionen wechselnde Dicke erhält, so ist es nicht merkwürdig, wenn man bei *Monocystis Hessei* n. sp. eine ähnliche Plastizität bei dieser ectoplasmatischen Lage findet, und ich glaube also, daß diese von mir geschilderte, bei der Kontraktion dickere ectoplasmatische Lage bei *Monocystis Hessei* n. sp. als das Sarkocyt bezeichnet werden muß. — Ich habe diese drei Beweise hierfür hervorheben müssen wegen der winzigen Feinheit der Pellicula, eine Tatsache, die leicht zu einer Mißdeutung und Verwechselung der zweiten ectoplasmatischen Lage mit der äußeren Lage führen könnte.

Sehen wir noch einmal die Fig. 38a u. b an, so werden wir finden, daß die in der Fig. 38a gezeichnete Stelle mit der dickeren ectoplasmatischen Wandung sehr leicht bei der nicht kontrahierten Gregarine der Fig. 38b wiederzufinden ist, denn auch bei diesem Tier gibt es eine Stelle (das regelmäßig zugespitzte Ende), wo die ectoplasmatische Wandung dicker ist als im übrigen. Dieser Teil der Körperwandung ist also immer von dem übrigen Teil abgesetzt, obgleich seine Deutlichkeit mit den Kontraktionszuständen der Tiere wechselt. Er ist auch durch ein negatives Kennzeichen charakterisiert, nämlich den Mangel eines Kernes, der in dem hinteren Körperende liegt (Fig. 39). Diese beiden Tatsachen: die Lage des Kernes und die im Vorderteil verdickte Körperwandung könnten uns vielleicht dazu führen, dieses Vorderende mit dem Epimerit der Polycystideen zu vergleichen. Jedoch muß man dabei bemerken, daß das Epimerit der Polycystideen nicht beweglich ist, dagegen ist das hier befindliche Vorderende, wie es erscheint, der am meisten bewegliche Teil dieses Gregarinenkörpers. Da es schwierig ist, sich

Digitized by Google

so ganz umgekehrte Verhältnisse bei den zu vergleichenden Teilen vorzustellen, halte ich es für das sicherste, dieses Vorderende bei *Monocystis Hessei* n. sp. mit dem Epimerit nebst dem Protomerit zu vergleichen, denn das Protomerit der Polycystideen zeigt die bekannte „zuckende" Bewegung, welche wahrscheinlich durch Kontraktionen der Myofibrillen zustande kommt. Somit muß ich das Epimerit als einen kleinen Teil dieses Vorderendes betrachten. HESSE (op. cit. p. 130) ist zu einem ähnlichen Endergebnis betreffs der entsprechenden Gebilde bei *Rhyncocystis pilosa* CUÉNOT gekommen. Die Myofibrillen scheinen nicht so stark entwickelt zu sein, wie diejenigen bei *Monocystis lumbrici* HENLE.

Das Entoplasma schließt die Vakuolen ein, in denen die Paramylumkörner liegen, die oval und verhältnismäßig klein sind. Man sieht unter ihnen auch sehr kleine, runde Körnchen, die erheblich kleiner als die ovalen sind. Das Entoplasma ist hier und da mit kleinen in Eisenalaunhämatoxylin (nach HEIDENHAIN) sich wie Chromatin schwarz färbenden Körnchen vermengt.

Der Kern (Fig. 41) ist langgestreckt, oval, immer in der Längsrichtung des Tieres gestellt. Der Nucleolus ist bei diesem Kerne beinahe dreieckig und von helleren Linien umgeben, die vermutlich infolge einer bei der Fixierung eingetretenen Schrumpfung des Nucleolus zustande gekommen sind. Bisweilen kommen Kerntypen mit zwei Nucleoli vor. Die Kernwandung ist sehr dünn und bei vielen Präparaten kaum wahrnehmbar. Indessen tritt der Kern im allgemeinen sehr deutlich hervor wegen seiner im Verhältnis zum Entoplasma viel größeren Färbbarkeit. Im Caryoplasma scheinen Chromatinkörner sehr reichlich vorzukommen, die das Lininnetz teilweise bedecken. Dieses tritt sonst ziemlich deutlich hervor infolge Anlagerung von Chromatinpartikelchen. Die feinen Lininfäden dringen hier und da durch die helle, den Nucleolus umgebende Zone und setzen sich an den Nucleolus fest. — Der Nucleus liegt im Hinterkörper.

Die Bewegung dieser Gregarine ist nicht direkt wahrnehmbar. Indirekt aber kann man eine Bewegung dadurch bemerken, daß das Vorderende der Gregarine sich in großen Zeitintervallen kontrahiert und erschlafft. Die Bewegung dürfte sehr leise vor sich gehen. So ist z. B. die Fig. 38a in einem Moment gezeichnet, wo das Vorderende kontrahiert war; der mittlere Körperteil dagegen ist erschlafft und erweitert wegen des aus dem Vorderteil des Tieres in diesen mittleren Teil hineingetriebenen Entoplasmas. Obgleich ich diese und andere Gregarinen derselben Art mehrere Stunden

Digitized by Google

beobachtet habe, konnte ich doch keine direkte Bewegung wahrnehmen. Erst am folgenden Tage war der allgemeine Habitus dieser in der Fig. 38a gezeichneten Gregarine verändert (Fig. 38b). Die Myofibrillen im mittleren Körperteil dürften kontrahiert sein denn die Erweiterung hier ist bei der Gregarine dieser Figur nicht so frappant wie auf der Fig. 38a. Ebenso sind die Myofibrillen im vorderen Körperteil bei der Gregarine (Fig. 38b) erschlafft. Deshalb ist ein großer Teil des Entoplasmas in diesem Vorderende der Gregarine hineingedrungen. — Hieraus habe ich den Schluß gezogen, erstens, daß die Bewegung sehr langsam vor sich geht; zweitens, daß sie durch eine Kontraktion des Vorderendes gleichzeitig mit einer Erschlaffung des mittleren Körperteils und umgekehrt durch eine Erschlaffung des Vorderendes gleichzeitig mit einer Kontraktion des mittleren Körperteils hervorgerufen wird; drittens, daß hierdurch das Entoplasma aus dem Vorderende in den mittleren Teil und umgekehrt von hier nach vorn getrieben wird; viertens, daß nur ein kleiner Teil des Entoplasmas im mittleren Teil nach vorn getrieben wird, während der größere Teil des Entoplasmas im Vorderende nach dem mittleren Körperteil getrieben wird (s. die Fig. 38a u. b). In geringerem Maße dürften auch Kontraktionen und Erschlaffungen und infolgedessen Entoplasmaströmungen im hinteren Körperende der Gregarine vorkommen (vgl. die Fig. 38a u. b).

Die Länge der in der Fig. 39 gezeichneten Gregarine ist 560,4 μ (die Krümmung nicht mitberechnet), die größte Breite ist 33,14 μ. Die Länge des Vorderendes ist 66,91 μ (die Krümmung nicht mitberechnet), die Breite ist 10,17 μ. Die Länge des Kernes ist 28,16 μ, die Breite 8,23 μ.

Ich habe dieser Gregarine den Namen *Hessei* beigelegt nach dem hervorragenden Monocystideenforscher Edmond Hesse.

10. *Monocystis lumbrici* Henle.

Proteus tenax Dujardin 1835
Sablier proteiforme Suriray 1836
Monocystis lumbrici Henle 1845
„ *agilis* Stein 1848
„ *cristata* A. Schmidt 1854
„ „ Ruschhaupt 1885
„ *lumbrici* Cuénot 1901
„ „ Hesse 1909
„ „ Boldt 1910

Wirtstiere: *Lumbricus terrestris* L. Müller, *Lumbricus rubellus* Hoffmstr. und *Lumbricus castaneus* Sav. in Lund, *Lumbricus rubellus* aus V. Sallerup, Smedby, Ramlösa und Bergianska Trädgården.


Digitized by Google

Monocystis lumbrici Henle scheint in den Vesiculae seminales der schwedischen Lumbriciden ziemlich allgemein vorzukommen. So habe ich sie bisweilen ziemlich zahlreich in sowohl *Lumbr. rubellus* Hoffmstr. als auch in *Lumbr. terrestris* L. Müller aus Lund gefunden.

Die Variabilität dieser Art hat schon Hesse bemerkt (Hesse op. cit. p. 58). Nach ihm kann man drei verschiedene Varietäten nach dem Vorkommen in den drei Wirtstieren *Lumbr. terrestris* L. Müller, *Lumbr. rubellus* Hoffmstr. und *Lumbr. castaneus* Sav. unterscheiden. Vielleicht hat die Variabilität der Art Hesse dazu veranlaßt, keine Diagnose der fraglichen Gregarine zu geben. Seine Fig. XX zeigt sehr instruktiv die Verschiedenheiten der in den drei obengenannten Wirtstieren in Frankreich vorkommenden Varietäten dieser Art. Es ist besonders interessant, daß auch in Schweden drei Varietäten nach dem Vorkommen in den drei Lumbriciden unterschieden werden können, und diese Varietäten scheinen sogar von denen von Hesse für Frankreich beschriebenen abzuweichen. So ist in Fig. 42 eine Form aus *Lumbr. terrestris* L. Müller aus Lund gezeichnet. Sie ist verhältnismäßig länger als die in Hesse's Fig. XX b gezeichnete Varietät aus demselben Wirtstier aus Frankreich. Ebenso liegt der Kern in der Mitte, während er bei den französischen Formen sich an dem einen Körperende befindet. Die Körperform ist bei den schwedischen Exemplaren an den beiden Körperenden etwas ungleich, während die französischen Gregarinen zwei beinahe symmetrische Körperenden haben. Indessen beruht dies vermutlich auf der Fixierung der schwedischen Gregarine eben in dem Augenblicke, wo das Entoplasma in dem einen Körperende mehr angesammelt war, obgleich diese Körperform auch die natürliche sein kann, die bei der Abspannung der Myofibrillen zustandekommt.

An dem stumpfen Körperende bemerkt man die haarähnlichen Gebilde, die ausgestreckt sind. Unter ihren Anheftungspunkten ist das Plasma dunkler gefärbt als in der Umgebung. An dem spitzen Körperende ist die konische Spitze vermutlich eingezogen. Die Paramylumkörner sind teils sehr klein, rundlich, teils größer, rundlich oval. Auch in Frankreich sind sie als variabel, am häufigsten elliptisch, beschrieben.

Der Kern ist oval, hat einen größeren und einen kleineren, stark färbbaren, nebst einem großen, schwächer gefärbten Nucleolus.

Die Länge des Tieres ist 190,6 μ, die Breite der breitesten Stelle 73,62 μ. Die entsprechenden Zahlen für die Gregarinen aus Frankreich sind 200 μ und 60 μ, obgleich die gezeichnete Figur XX b in Hesse's Arbeit (op. cit. p. 58) ein viel kleineres Verhältnis zwischen

Digitized by Google

Länge und Breite zeigt. Inzwischen variiert natürlich auch dieses Verhältnis sogar bei den in einer und derselben Gegend in *Lumbr. terrestris* L. Müller gefundenen *Monocystis lumbrici*-Individuen.

Die Cysten von *Monocystis lumbrici* Henle sind noch nicht beschrieben, obgleich die Art seit dem Jahre 1835 bekannt und mehrmals untersucht worden ist. Henle (J. Henle 1845 p. 372), der zuerst die „haarähnlichen" Gebilde von *Monocystis lumbrici* beschrieben hat, diskutiert die Frage, ob die Cysten zu den Gregarinen gehören, was er übrigens glaubt. Er hat aber natürlich auf diesem Standpunkt die zur Art *Monocystis lumbrici* Henle gehörenden Cysten nicht unterschieden. Friedrich Stein (Stein 1848 p. 199—208) hat die Monocystideencysten zum Gegenstand eingehenderer Untersuchungen gemacht und hat dabei die Behauptung Meckel's (Meckel 1844), daß die Cysten Lumbricuseier sind, als völlig fehlerhaft bewiesen. Stein wählte bei seinen Untersuchungen nur solche Cysten aus, die nahezu gleich groß waren, und konnte dabei konstatieren, daß solche Cysten sich in verschiedenen Entwicklungszuständen befanden, was beweist, daß die Ansicht Meckel's, daß die Cysten sich während der Entwicklung vergrößern, auch unrichtig war. Gegen die Auffassung Meckel's, daß die Cysten, in denen zwei „Halbkugeln" vorhanden sind, als die ältesten anzusehen wären, hat dagegen Stein klargelegt, daß diese die jüngsten sind. Stein hat somit über die Natur dieser Gebilde, die Cysten, sehr wichtige Tatsachen bloßgelegt; erst seit seinen Untersuchungen weiß man mit Bestimmtheit, daß die Cysten nur spätere Entwicklungszustände der in den Samenblasen der Lumbriciden vorkommenden Monocystideen sind. Jedoch sind nur wenige Fortschritte in der Kenntnis der Monocystideencysten seit der erwähnten Arbeit Stein's (im Jahre 1848) gemacht worden. Im großen ganzen stehen wir noch auf demselben Standpunkte wie im Jahre 1848, denn obgleich mehrere Arten von den Monocystideen seit dieser Zeit beschrieben worden sind, ist unsere Kenntnis über die zu diesen Arten gehörenden Cysten noch sehr unvollständig.

Schmidt (1854 p. 173) hat auch die von Henle als *Gregarina lumbrici* beschriebene Art weiter untersucht. Er unterscheidet indessen seine Gregarine als eine neue Art, die er *Monocystis cristata* nennt. Die Cysten aber hat er nicht unterschieden.

C. Ruschhaupt (1885 p. 719) hat auch die Art *Monocystis lumbrici* (Henle) unter dem Namen *Monocystis cristata* behandelt, hat aber keine Angaben über die Cysten. Auch L. Cuénot (1901 p. 584 u. 585) liefert eine Diagnose der Art *Monocystis lumbrici* (Henle), teilt aber nichts über die Cysten mit. Hesse (1909 p. 66—99) hat

Digitized by Google

auch nicht die Cysten beschrieben. M. BOLDT (1910 p. 59) erwähnt nur: „Die Cysten dürften kaum von denen der *Monocystis agilis* zu unterscheiden sein.“ Dies ist also alles, was wir bisher von den Cysten dieser Art wissen.

Ich habe gefunden, daß wenn man ein Individuum von *Monocystis lumbrici* HENLE in einem Oligochaeten findet, so gibt es deren in demselben Wirte immer noch einige. Währenddem die Gregarinen sonst nicht besonders allgemein vorkommen, trifft man immer einige oder viele von ihnen in jedem Tier, das infiziert ist. Dies stimmt auch mit den Beobachtungen SCHMIDT's überein (SCHMIDT op. cit. p. 173). Ich habe diese Tatsache angewendet, um eine Möglichkeit zu erhalten, die Cysten bestimmen zu können. Wenn man eine längere Zeit hindurch die Wirtstiere untersucht hat, bekommt man eine etwaige Maximalgröße der Gregarinenart. Dann müssen in den mit solchen größeren Individuen infizierten Wirten auch dann und wann einige Cysten vorkommen; denn die Gregarinen einer Art, die auf einmal in einem Wirte auftreten, sind beinahe immer von etwas verschiedener Größe, d. h. in etwas verschiedenen Entwicklungszuständen.

Die Cysten, die ich also auf diese Weise als zu der Art *Monocystis lumbrici* HENLE gehörig habe bestimmen können, haben eine ovale Form (Fig. 43). Dagegen ist die Form der Cysten von *Monocystis agilis* ganz kugelrund. Ich habe solche kugelrunde *Monocystis agilis*-Cysten aus zwei schwedischen Gegenden, nämlich Veberöd und Gothenburg, bestimmen können und habe auch solche Cysten in allen Gegenden gefunden, in denen *Monocystis agilis* auftritt. In „das Tierreich“ (5. Lieferung Sporozoa 1899) hat LABBÉ auch für die Art *Monocystis agilis* (= *M. tenax*) angegeben, daß die Cysten sphärisch sind. Sicherlich kann man dieser Behauptung darum nicht allzu großen Wert beilegen, weil LABBÉ zu dieser Art *Monocystis agilis* auch eine Menge Varietäten rechnet, die später als besondere Arten beschrieben und anerkannt worden sind. Dagegen, wenn seine Diagnose der Cysten nur für die Hauptart gilt, und wenn diese Diagnose sich auf die von BOSANQUET (op. cit. 1894 p. 431 und Fig. 21) gegebene Beschreibung stützt, ist sie ganz richtig. Denn BOSANQUET hat zwei eben in Encystierung begriffene Tiere von *Monocystis agilis* abgebildet, die eine runde Cyste zu bilden scheinen. Leider ist keine Cystenhülle ausgebildet, ich habe aber auch mit Hülle versehene Cysten gefunden und habe dabei zum erstenmal sicher konstatieren können, daß die *Monocystis agilis*-Cysten rund, sogar im allgemeinen als kugelrund, bezeichnet werden müssen.

Digitized by Google

Es ist somit offenbar, daß die Cysten der Art *Monocystis agilis* Stein und diejenigen der Art *Monocystis lumbrici* Henle ganz leicht voneinander zu unterscheiden sind.

Der längere Durchschnitt der in Fig. 43 abgebildeten Cyste ist 162,4 μ, der kürzere Durchschnitt ist 134,3 μ. Die Hülle ist ca: 14 μ dick.

Auf vier verschiedenen Wegen habe ich eine Kontrolle über die Richtigkeit meiner Bestimmung dieses Cystentypes als zu *Monocystis lumbrici* Henle gehörig erhalten. Einerseits habe ich diese Cysten nämlich beinahe nur dann in den Wirten gefunden, bei denen ich ausgewachsene Individuen der Art *Monocystis lumbrici* Henle gesehen habe, während in solchen Wirtstieren derselben Art und aus derselben Gegend, bei denen ich keine ausgewachsene Monocystideen der Art gefunden habe, im allgemeinen auch keine jungen Cysten gesehen worden sind. Andererseits habe ich diesen Cystentypus nur in Wirten einer bestimmten Art von demselben Orte gefunden, in welcher Art ich dann und wann auch *Monocystis lumbrici* Henle gefunden habe. So habe ich diese Cysten z. B. nicht in *Helodrilus caliginosus* oder *Helodrilus chloroticus* Sav., auch nicht in *Dendroboena rubida* var. *subrubicunda* (Eisen) oder in *Eisenia foetida* Sav. aus Lund gefunden, wo ich auch nicht *Monocystis lumbrici* Henle gesehen habe. Als dritte Kontrolle habe ich folgende Tatsachen angesehen: Die Cysten trifft man nicht in den Wirtstieren der Art aus solchen Gegenden, in denen nicht *Monocystis lumbrici* Henle vorkommt. Endlich kann als vierte Kontrolle gelten, daß die entoplasmatischen Strukturverhältnisse der *Monocystis lumbrici* Henle und der fraglichen ovalen Cysten ganz übereinzustimmen scheinen, wenn man nämlich als Vergleichsmaterial junge Cysten anwendet. Denn die entoplasmatischen Maschen scheinen ganz ähnlich in dem zu untersuchenden Gregarinenmaterial zu sein, und die Paramylumkörner sind in beiden von zweierlei Art: größere, ovoide und kleinere, rundliche oder polygonale.

Auch in *Lumbricus rubellus* Hoffmstr. aus Lund kommt *Monocystis lumbrici* Henle vor (Fig. 44 u. 45). Die allgemeine Körperform zeigen diese beiden Figuren sehr gut. Das etwas jüngere Individuum in Fig. 44 hat eine spindelförmige Gestalt wegen der Fixierung in einem Momente, wo das Plasma in den mittleren Körperteil getrieben ist. In dem mit den „haarähnlichen“ Gebilden besetzten Teil sieht man ein spitz auslaufendes Ende. Dieses Tierchen hat eine Länge von 102 μ und eine Breite von 34,32 μ (im breitesten Durchmesser). Das größere Tierchen (Fig. 45) ist in dem

Digitized by Google

mit den „Härchen“ besetzten Teil mehr verdickt, was darauf beruht, daß dieses Tierchen in einem Momente fixiert wurde, wo das Entoplasma in diesen Körperteil getrieben war. Das kräftige Hin- und Hertreiben des Entoplasmas, vermutlich wegen der kräftigen Zusammenziehung der Myofibrillen bei dieser Art ist ja schon seit langem bekannt und oft in der Literatur erwähnt. Die erwähnte Gregarine (Fig. 45) hat eine Länge von 194 μ und eine Breite von 74,62 μ. Vergleichen wir diese beiden Individuen der Art *Monocystis lumbrici* Henle mit denjenigen, welche Hesse (op. cit. p. 58) in derselben Wirtstierart in Frankreich gefunden hat, so finden wir, daß die schwedischen Gregarinen verhältnismäßig dicker sind. Die Größe der Gregarine in Frankreich ist 350 bis 400 μ in der Länge, 70 bis 80 μ in der Breite. Somit ist das Verhältnis zwischen Länge und Breite 5, während das entsprechende Verhältnis zwischen Länge und Breite bei den schwedischen Gregarinen zwischen 2 und 3 liegt. Vielleicht kann dieses Verhältnis auch bei den schwedischen Individuen von *Monocystis lumbrici* Henle noch größer werden, da ich aber nur solche dickere (wenn ich diesen Ausdruck brauchen darf) Individuen aus *Lumbricus rubellus* Hoffmstr. aus Schweden gesehen habe, bin ich davon überzeugt, daß das Verhältnis zwischen Länge und Breite, obgleich es mit der Entwicklung etwas wechseln kann, jedoch bei den französischen *Monocystis lumbrici* Henle größer ist als bei den schwedischen.

Die konische Erhebung („mucron conique“ Hesse) tritt immer gut bei den aus *Lumbr. rubellus* entnommenen *Monocystis lumbrici*-Individuen hervor (Fig. 44 und 45). Das Entoplasma schließt die sehr ungleich großen Paramylumkörner ein, von denen man größere ovoide oder noch mehr rundliche und sehr kleine, von wechselnder Form, im allgemeinen aber rundliche, findet. Der Kern ist sehr schwer zu färben; es scheint, als ob ein sehr kräftiger Austausch zwischen Kern und Plasma stattfinden könnte oder jedenfalls, als ob der Kern seine Bestandteile sehr kräftig ändern könnte je nach den verschiedenen Lebensprozessen der Zelle. Vermutlich findet sich bei dieser Varietät mehr als ein Kernkörperchen. Sie treten aber bei meinen konservierten Exemplaren nicht deutlich hervor, warum ich nichts Sicheres darüber sagen will.

Auch aus *Lumbr. castanens* Sav., die in Lund eingesammelt waren, habe ich eine Varietät (Fig. 46) von *Monocystis lumbrici* Henle bekommen. Die Größe ist für die in Fig. 46 abgebildete Gregarine: Länge 63,96 μ und Breite 32,89 μ. Ebenso wie in Frankreich sind die bei *Lumbr. castaneus* Sav. vorkommenden Individuen dieser

Digitized by Google

Gregarine die relativ kleinsten. Diese Figur gibt ein gutes Bild von der typischen in *Lumbr. castaneus* Sav. vorkommenden *Monocystis lumbrici*-Varietät, die somit in der allgemeinen Körpergestalt sehr von der in Frankreich vorkommenden Varietät abweicht (vgl. Hesse p. 58 Fig. XX a). Die konische Erhebung ist in Fig. 46 eingezogen. Die haarähnlichen Gebilde im Hinterkörper (Fig. 46) scheinen verhältnismäßig dicker als bei den Varietäten in *Lumbr. rubellus* Hoffmstr. und *Lumbr. terrestris* L. Müll. zu sein. Da aber die haarähnlichen Gebilde nach Ruschhaupt (op. cit. p. 719) in physiologischer NaCl-Lösung schwellen sollen, könnte man vermuten, daß es nur von Zufälligkeiten abhängig ist, ob man bei dieser in *Lumbr. castaneus* auftretenden Varietät solche dickeren „Härchen“ findet. Ruschhaupt beschreibt auch wie diese „Haare“ sich nach einer Weile wieder ausstrecken. Daß diese „Haare“ übrigens in der von Ruschhaupt angewandten „physiologischen“ NaCl-Lösung schwellen, ist nicht so merkwürdig, denn diese Lösung war eine halbprozentige. Leider ist, soweit ich sehen kann, noch keine Untersuchung über die osmotischen Verhältnisse der Körperflüssigkeit der Lumbriciden gemacht, aber ich habe mit großem Vorteil die 0,9 proz. NaCl-Lösung angewandt, in welcher die Gregarinen eine längere Zeit, oft mehrere Tage, lebend gehalten werden können, ohne daß man Schrumpfung oder Schwellung wahrnehmen kann. Ich glaube also, daß die von Ruschhaupt angewandte Flüssigkeit hypotonisch war, daß sie also dieselbe Wirkung haben muß wie das von Adolf Schmidt (op. cit. p. 173) angewandte gewöhnliche Wasser (vermutlich Brunnenwasser), in welchem die „Haare“ auch zu Kugeln anschwellen. Leider habe ich diese Gebilde nicht bei den lebenden Gregarinen untersucht, die Angaben über das Schwellen dieser „Haare“ könnten aber darauf beruhen, daß die angewandten Lösungen hypotonisch waren. Jedoch will ich nicht die Möglichkeit kleinerer Formveränderungen bei diesen Haaren bestreiten. Im Gegenteil scheint es so zu sein, denn die „Haare“ sind bei einigen fixierten Exemplaren eingezogen, bei anderen ausgestreckt. Es ist aber frappant, daß diese „Haare“, wenn Ausstrichpräparate in derselben Weise und unter Anwendung von derselben Fixierungsflüssigkeit gemacht werden, bei den aus *Lumbr. castaneus* Sav. herstammenden Gregarinen d i c k e r erscheinen als bei denjenigen aus *Lumbr. rubellus* Hoffmstr. oder aus *Lumbr. terrestris* L. Müller entnommenen; auch ist es frappant, daß die Fig. XX in Hesse's Arbeit (Hesse op. cit p. 58) eben dasselbe in noch mehr augenscheinlichem Grade zeigt. Somit besteht meiner Ansicht nach eine, wenn auch kleine Differenz zwischen den „Haaren“

Digitized by Google

bei *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. castaneus* SAV. und in den beiden übrigen Lumbricus-Arten.

Die Plasmastruktur ähnelt derjenigen bei den in *Lumbr. terrestris* L. MÜLL. und *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. gefundenen Varietäten. Größere, ovale und kleinere rundliche Paramylumkörner kommen auch hier vor.

Somit kann man in Schweden wie auch in Frankreich drei Varietäten von *Monocystis lumbrici* HENLE nach dem Vorkommen in den drei Wirtstieren: *Lumbr. terrestris* L. MÜLL., *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. und *Lumbr. castaneus* SAV. unterscheiden. Ob aber diese Varietäten wirkliche Varietäten sind, ist eine ganz andere Frage. Ist ihre Entwicklung soweit phylogenetisch gegangen, daß sie ihre Kennzeichen auch dann bewahren, wenn sie in ein anderes Wirtstier gelangen, d. h. müssen sie als selbständige Arten betrachtet werden, oder ändern sie ihren Bau nach der Umgebung? Dies sind Fragen, die außerhalb meines Themas fallen, und die ich also der zukünftigen Forschung über diese Art überlassen habe. Vorläufig will ich mit dieser Reservation die drei Typen mit HESSE als Varietäten betrachten.

Sehen wir noch einmal diese Varietäten an, so finden wir, daß sämtliche schwedische Varietäten von den in Frankreich vorkommenden entsprechenden Varietäten abweichen.

Indessen hat meine Untersuchung über diese Art noch mehrere Resultate gezeitigt. **Ich habe nämlich gefunden, daß es auch lokale Varietäten gibt, die in nicht weit voneinander gelegenen Gegenden vorkommen.** So habe ich z. B. in V. Sallerup ca. $1^1/_2$ Meile nördlich von Lund in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. eine Varietät gefunden, die in Fig. 47 abgebildet ist. Der Körper, der im hinteren Teil etwas dicker ist als im vorderen Teil, ähnelt etwas der in Fig. 45 abgebildeten Gregarine. Jedoch bemerkt man keine konische Erhebung im vorderen Körperteil. Vermutlich ist diese nicht so deutlich abgesetzt und außerdem eingezogen. Die Körperwandung scheint bei dieser Gregarine nicht so fest wie bei der Varietät in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus Lund zu sein, denn man sieht oft Individuen, die diejenige Biegung mit wellenförmigen Verdickungen der Wandung haben, wie es in Fig. 47 abgebildet ist, was niemals bei den aus Lund stammenden Gregarinen zu sehen war. Bei diesen letzteren geschah übrigens die Bewegung nur durch das Vor- und Rückwärtsschieben des Entoplasmas, wobei der Körper immer eine symmetrische Form behält mit in den beiden lateralen Körperhälften immer symmetrischen Verdickungen oder

Digitized by Google

Verdünnungen. Bei der fraglichen Varietät trifft dies nicht immer zu, was durch die Fig. 47 schön illustriert wird. Die Tiere haben ein ziemlich wohl ausgebildetes Büschel von „Haaren" in dem hinteren Körperteil.

Das Entoplasma bekommt bei der Färbung in Eisentrioxyhämatein (nach Hansen) einen gelben Farbenton und ist außerdem durch das Vorhandensein von größeren und kleineren Alveolen ausgezeichnet, in denen die ovalen, größeren und rundlichen oder polygonalen kleineren Paramylumkörner liegen. Ebenso wie bei *Monocystis lumbrici* Henle in Frankreich ist das Entoplasma bei dieser Varietät auch dadurch ausgezeichnet, daß die darin befindlichen Paramylumkörner sich hier und da zu größeren Klümpchen zusammengeballt haben, die bei höheren Vergrößerungen als deutliche, hellere, durchscheinende Partien gekennzeichnet sind.

Der Kern unterscheidet sich in bedeutendem Grade von den bisher bekannten Kerntypen bei dieser Art. Er ist nämlich beinahe ganz rund und hat nur einen Nucleolus, der auch gerundet ist. Auf den feinen Lininfäden liegen hier und da kleine Chromatinkörner. In der nächsten Umgebung des Nucleolus befindet sich eine bei höheren Vergrößerungen hervortretende hellere Zone, die dadurch zustande gekommen sein kann, daß der Nucleolus sich bei der Fixierung mehr als das umgebende Caryoplasma zusammengezogen hat.

Auch für diese Varietät habe ich die Cysten bestimmen können, die oval sind und an die bei der in *Lumbr. terrestris* L. Müll. vorkommenden Varietät erinnern. Daß diese Cysten (Fig. 48) dieser Varietät angehören, ist aus denselben Gründen sicher, die mich zwangen die ähnlichen ovalen Cysten in *Lumbr. terrestris* L. Müller zu der in diesem Wirte vorkommenden Varietät zu rechnen. Außerdem habe ich noch zwei Beweise für die Richtigkeit einer solchen Bestimmung: Erstens sind die beiden encystierten Tiere, die ein Entoplasma mit den für *Monocystis lumbrici* Henle typischen größeren und kleineren Paramylumkörner haben, im durchscheinenden Lichte in eben demselben durch das Eisentrioxyhämatein nach Hansen hervorgebrachten gelblich-grünen Farbton wie die nicht encystierten Tiere gefärbt; zweitens ist der runde oder gerundete, mit nur einem Nucleolus versehene Kern sowohl für die nicht encystierten Gregarinen als auch für die Syzygiten charakteristisch.

Wenn man die jungen Cysten dieser Art betrachtet, bemerkt man bald, daß eine große Verschiedenheit zwischen den beiden Syzygiten besteht. Das eine Syzygit hat kleinere Vakuolen im

Digitized by Google

Entoplasma, das andere hat dagegen viel größere. Die Paramylumkörner sind dementsprechend in dem einen Individuum kleiner als in dem anderen. Der Kern ist bei dem großkörnigen Individuum noch vollständig, bei dem anderen Individuum dagegen ist er beinahe völlig aufgelöst.

Die Größe der Cyste ist 139,3 μ im längsten und 112,2 μ im kleinsten Durchmesser. Das in Fig. 47 abgebildete Individuum ist 86,66 μ lang und 44,38 μ breit (in dem breitesten Teil). (Bei der Messung der Länge dieses Individuums ist die durch die Krümmung des Tieres zustande gekommene Fehlerquelle nicht mitgerechnet, was eigentlich nichts tut, denn diese Varietät wird noch größer als die in Fig. 47 abgebildete Gregarine.)

Auch in demselben Wirte aus Ramlösa habe ich *Monocystis lumbrici* Henle gefunden. Obgleich Ramlösa nur ca. 3 Meilen von V. Sallerup entfernt liegt, tritt hier wieder eine ganz neue Varietät auf. In Fig. 49 ist ein Individuum derselben gezeichnet. Es hat eine Form, die etwas an diejenige der von Hesse in *Lumbricus terrestris* L. (Müller) gefundenen Varietät erinnert, obgleich die hier fragliche Gregarine nicht so stark in die Länge gezogen ist. Die Länge dieses gezeichneten Individuums ist 192,7 μ, die Breite 57,2 μ. Die konische Erhebung liegt vermutlich etwas auf der einen, oberen Seite des Tieres, weshalb sie auf der Figur nicht wiedergegeben ist. Auf der oberen Fläche liegt nämlich ein zapfenartiger, kleiner Vorsprung, der ein hyalines Aussehen hat, in den also die entoplasmatischen Granulationen und die Paramylumkörner nicht eingedrungen sind, und die Art seiner Verbindung am Gregarinenkörper spricht nicht dagegen, daß er die von Hesse für *Monocystis lumbrici* Henle beschriebene „mucron conique" sein kann. Die „haarähnlichen" Gebilde im hinteren Körperteil sind bei diesem Tierchen gut ausgestreckt. Unterhalb ihrer Verbindungsfläche ist das Entoplasma dunkler gefärbt. Die epicytären Strien und die zirkulären Myofibrillen habe ich deutlich wahrnehmen können.

Bei dieser Varietät tritt die Differenz zwischen den großen, ovoiden und den kleinen gerundeten oder polygonalen Paramylumkörnern sehr deutlich zutage. Überhaupt sind die Paramylumkörner bei dieser Varietät ziemlich groß und treten daher sehr deutlich hervor.

Der Kern ist ovoid, an den beiden Polen oder Enden etwas zugespitzt. Seine Wandung tritt beim Färben in Eisentrioxyhämatein deutlich zutage, als eine gegen das umgebende Protoplasma ziemlich scharf abgesetzte, dunkel gefärbte Membran. Das Caryoplasma ist

Digitized by Google

erheblich dunkler als das Entoplasma wegen des Vorhandenseins sehr kleiner, chromatischer Gebilde, die den Lininmaschen dicht angelagert sind, ohne jedoch die Zwischenräume zwischen den Maschen zu decken. Zwei größere, gegen die Enden gelegene, runde Nucleoli und ein kleinerer, in der Mitte des Kernes auftretender Nucleolus sind bei dieser Varietät vorhanden. Die Nucleoli sind von helleren Höfen umgeben, die vermutlich durch die Schrumpfung der Nucleoli bei der Fixierung entstanden sind.

In *Lumbricus rubellus* Hoffmstr. aus Smedby habe ich eine Varietät gefunden, die an diejenige derselben Wirtstierart aus Lund erinnert. Die konische Erhebung („mucron conique“ nach Hesse) hat ein ganz anderes Aussehen als bei den früher beschriebenen Varietäten. Im vorderen Teile des Körpers gelegen (Fig. 50) ist sie nicht so besonders zugespitzt, vielmehr beinahe abgerundet und unterscheidet sich von den übrigen Teilen des Körpers durch eine dunklere Farbe. Diese „mucron conique“ erstreckt sich ein wenig über die Seiten des Körpers und ist mit entoplasmatischen Granulationen und kleinen ovoiden Paramylumkörnern gefüllt. Vielleicht haben wir hier ein Beispiel von rückschreitender Metamorphose; ist die Vermutung richtig, daß die konische Erhebung den Rest eines Epimerits darstellen soll, so haben wir vielleicht in dieser Bildung den Rest eines phylogenetisch früher auftretenden „mucron conique“, der also mit der Zeit in den übrigen Plasmaleib aufgenommen wird. Doch will ich hervorheben, daß dies nur als eine Möglichkeit zur Deutung dieser Bildung betrachtet werden muß, vielleicht ist die Phylogenie andere Wege gegangen. Im hinteren Körperteil sind die haarähnlichen Gebilde wenigstens zum Teil ausgestreckt und treten als eine ziemlich markante Büschelzone hervor.

Die Paramylumkörner stellen auch bei dieser Varietät zwei Haupttypen dar: größere, ovoide und kleinere, runde oder polygonale. Überhaupt sind die Paramylumkörner ziemlich groß und das Entoplasma mit ihnen dicht gefüllt, wodurch es ziemlich hell erscheint.

Der Kern ist beinahe ovoid und hat nur einen Nucleolus, der im Zentrum des Kernes liegt, etwas oval ist, mit der Längsachse in derselben Richtung wie die Längsachse des Kernes und beim Färben in Pikrokarmin größere und kleinere, dunkel gefärbte Körner zeigt. Die feinen Lininnetze mit den eingelagerten, sehr kleinen Chromatingebilden treten bei dieser Farbmethode sehr deutlich zutage, eine feinmaschige Struktur des Kernes zeigend.

Digitized by Google

Die Länge des in Fig. 50 abgebildeten Tieres ist 185,7 μ, die Breite 67,86 μ.

Endlich habe ich aus Bergianska trädgården bei Stockholm in derselben Wirtstierart eine Gregarine (Fig. 51) gefunden, die mit *Monocystis lumbrici* Henle als identisch zu betrachten ist. Dafür, daß die Gregarine in diese Reihe von Varietäten eingeordnet werden muß, spricht die typische Körpergestalt, die das Tier in einem Momente zeigt, wo das Entoplasma nach dem zugespitzten Ende getrieben wird, wie dies eben für *Monocystis lumbrici* Henle charakteristisch ist. Ebenso muß das Vorhandensein der typischen größeren ovoiden und kleineren runden oder polygonalen Paramylumkörner im Entoplasma dafür deuten, daß diese Gregarine *Monocystis lumbrici* Henle ist. Weder Kern noch „Haare" wurden beobachtet. Die Länge des Tieres ist 248 μ, die Breite 39,4 μ.

Somit sind zum erstenmal sichere Beweise dafür geleistet worden, daß lokale Varietäten einer Monocystideenart auftreten, und daß diese Varietäten in nicht weit voneinander gelegenen Gegenden vorkommen können. Dies setzt aber voraus, daß diese Varietäten wirkliche Varietäten (oder Formen) der Art sind. Sollten aber diese für die „Varietäten" oben angegebenen Eigenschaften erblich sein und noch beibehalten werden, wenn diese Monocystideen von einer Gegend nach einer anderen transportiert werden, oder sollten sie konstant bleiben, auch wenn diese Gregarinen in ein anderes Wirtstier gelangen, so müßte man die Varietäten als selbständige Arten betrachten. Erst durch sehr langwierige Untersuchungen könnte diese Frage aufgeklärt werden, wenn es überhaupt möglich wäre, durch Infektions- oder andere Versuche diese Frage endgültig zu beantworten. Meiner Meinung nach sind diese Gregarinen wirkliche Varietäten dieser Art, mit den Formen eines Formenkreises vergleichbar, denn sie unterscheiden sich nicht so sehr von der, von Hesse näher beschriebenen Art *Monocystis lumbrici* Henle. Außerdem spricht noch ein Umstand dafür, daß man diese „Varietäten" zu dieser Art rechnen kann, nämlich die Tatsache, daß ich einige andere Gregarinen gefunden habe, die, wenn man den Artbegriff im alten Sinne des Wortes anwendet, zur Art *Monocystis lumbrici* Henle gerechnet werden müssen, die aber durch viele von dieser Art konstant hervortretende Verschiedenheiten während ihrer ganzen Entwicklung im präcystalen Stadium und auch durch einige andere Tatsachen als selbständige Arten betrachtet werden müssen. Diese

Digitized by Google

sind *Monocystis Wallengrenii* n. sp. und *Monocystis suecica* Berlin, die weiter unten behandelt werden.

Ich werde, da Hesse seine in den verschiedenen Wirtstieren vorkommenden Varietäten a, b und c genannt hat, die in *Lumbricus terrestris* L., Müll. in Lund vorkommende Varietät als d, die in derselben Gegend in *Lumbricus rubellus* Hoffmstr. vorkommende, als Varietät e und die in *Lumbricus castaneus* Sav. in Lund vorkommende Gregarine als Varietät f bezeichnen. Wenn man den übrigen Gregarinen vorläufige Namen geben will, kann man ebenso die in *Lumbricus rubellus* Hoffmstr. in V. Sallerup vorkommende Varietät als Varietät g, die in demselben Wirtstier in Ramlösa vorkommende Gregarine als Varietät h, die in Smedby vorkommende Gregarine als Varietät i und die in Stockholm auftretende als Varietät j bezeichnen.

Die Literatur gibt uns über diese Art auch einige Andeutungen, daß sie nach dem Vorkommen in verschiedenen Gegenden variieren muß. Zwar hat kein Gregarinenforscher dies früher bemerkt, sieht man aber die Literatur durch, nebst den Figuren über *Monocystis lumbrici* Henle, muß man unzweifelhaft finden, daß einige Varietäten früher beschrieben sind. Der erste, der die haarähnlichen Gebilde der Art bemerkt hat, ist Henle (op. cit. 1845, p. 371), der diese Art *Gregarina lumbrici* nennt. Er unterscheidet einen dickeren, abgerundeten und einen dünneren, halsartigen Teil der Gregarine (siehe seine Fig. 3 Taf. XIII). „Der dickere Teil trug einen Saum feiner Cilien" (Henle op. cit. p. 371). Seine Fig. 3 Taf. XIII gibt auch dies sehr deutlich wieder. Sehr deutlich ist die breite Einfassung des Haarbüschels auf dem dickeren Körperteil gezeichnet, was kein Gregarinolog bei dieser Art wieder gefunden hat.

Friedrich Stein (1848 op. cit. Taf. IX Fig. 1 u. 2) hat auch diese Art gesehen, dagegen den Haarbüschel nicht abgebildet. Ob aber seine abgebildete Gregarine von der früher als *Monocystis lumbrici* Henle beschriebenen Monocystidee abweicht, geht nicht hervor.

Adolf Schmidt (op. cit. 1854 p. 173 und Taf. XIV Fig. 13 u. 14) beschreibt dieselbe Art unter dem Namen *Monocystis cristata* (was übrigens in Hesse's op. cit. 1909 p. 57 klargelegt worden ist). Seine beiden Figuren geben deutlich wieder, daß die Einfassung der „Büschelzone" nicht so sehr auf den beiden Seiten ausgedehnt ist, und daß sie einen viel kleineren Raum des hinteren Körperteils einnimmt, als bei der von Henle beschriebenen *Monocystis lumbrici*.

Digitized by Google

Außerdem ist der Kern bei dieser Gregarine „rund und klein“. Der Kern bei den von Hesse (op. cit. p. 58 Fig. XX nnd p. 64) in Frankreich untersuchten Gregarinen ist dagegen „ellipsoid allongé, assez régulier“. Somit besteht in dem Baue dieser Gregarinen ein großer Unterschied.

Ruschhaupt (op. cit. p. 719 und Taf. XXII Fig. 1 u. 2) beschreibt bei seiner *Monocystis cristata* in der Mitte des mit dem „Haarschopf“ versehenen Körperendes einen „buckelartigen Vorsprung“, der, was die Figuren zeigen, konstant hervortritt, wenn das Plasma sowohl in der einen, als in der anderen Richtung strömt. Der Kern wird als rund beschrieben. Es ist offenbar, daß diese Gregarine auch nicht mit den von Hesse untersuchten übereinstimmt.

Endlich hat Cuénot (op. cit. 1901 p. 584 und Planche XVIII Fig. 2) *Monocystis lumbrici* Henle untersucht, die mit den von Hesse in Frankreich untersuchten *Monocystis lumbrici* Henle näher übereinzustimmen scheint, als mit den von Ruschhaupt, Adolf Schmidt, Friedrich Stein und Henle untersuchten Individuen der Art *Monocystis lumbrici* Henle. Cuénot hat sicherlich wie Hesse sein Material aus Frankreich bekommen, währenddem die übrigen hier zitierten Autoren ihre Untersuchungen in Deutschland gemacht haben. Der Kern der von Cuénot untersuchten Individuen dieser Art hat „plusieurs nucléoles“, ebenso wie Hesse dies bei den französischen *Monocystis lumbrici* Henle gefunden hat, während die deutschen Autoren dies nicht mitgeteilt haben. Ebenso ist der Kern bei den von Cuénot in Frankreich untersuchten Gregarinen, wie seine Fig. 2 angibt, ellipsoid, eine Tatsache, die auch mit den Angaben Hesse's dieser Art übereinstimmt, während die in Deutschland untersuchten Individuen der Art einen runden Kern haben. Boldt (op. cit. p. 59) liefert keine Angaben der entsprechenden Verhältnisse bei den in Ostpreußen gefundenen *Monocystis lumbrici* Henle. Bei den schwedischen ist der Kern bisweilen rund, bisweilen ellipsoid und hat bei Tieren einiger Gegenden nur einen Nukleolus, bei Tieren anderer Lokale dagegen mehrere.

Es geht also unzweifelhaft hervor, daß die Art *Monocystis lumbrici* Henle nach dem Vorkommen in verschiedenen Gegenden sehr variieren kann, und es wäre daher von besonderem Interesse, wenn man dies berücksichtigen wollte, und diese Art noch weiter zum Gegenstand von Untersuchungen in verschiedenen Ländern und aus verschiedenen Gegenden machen wollte, wodurch man die Variabilität dieser Art vollständiger kennen lernen könnte.

Digitized by Google

11. *Monocystis suecica* Berlin.

Über Fundorte, Wirtstiere und Artmerkmale s. Berlin 1923 und die tabellarischen Übersichten in diesem Werke.

12. *Monocystis Wallengrenii* n. sp.

Fundorte und Wirtstiere: In *Helodrilus longus* Ude aus V. Sallerup und Lund, in *Helodrilus caliginosus* aus V. Sallerup, Veberöd und Ramlösa, in *Lumbricus rubellus* aus Veberöd.

Ich habe ziemlich oft eine Gregarine gefunden, deren allgemeiner Habitus im ersten Augenblicke der Betrachtung erheblich von allen bisher gefundenen Monocystideen abzuweichen scheint. Durch nähere Untersuchung aber ergibt sich, daß die Tiere wenigstens in einem gewissen Entwicklungsstadium in dem einen Körperende einen kleinen Vorsprung haben, was darauf hindeutet, daß diese Gregarine entweder eine Form von *Monocystis lumbrici* Henle oder vielleicht nur ein Entwicklungsstadium von ihr ist. Jedoch darf man nicht ohne weiteres diesen Schluß ziehen. Es gibt nämlich auch andere Monocystideen, die einen „mucron conique" haben. Außer *Monocystis agilis* Stein und *Monocystis arcuata* Boldt, die mit einem auf der einen Körperseite gelegenen Höcker versehen sind, haben auch andere Gregarinen einen solchen. So liegt er bei *Monocystis hirsuta* Hesse (Hesse 1909 p. 97 Diagnose, p. 98 Fig. XXXVII) an dem einen Körperende, ähnlich wie bei *Monocystis lumbrici.*

Die hier fragliche Gregarine kann also aus diesen Gründen sowohl *Monocystis lumbrici* Henle als auch eine andere *Monocystis* sein.

Beim Durchsehen der Präparate trifft man bisweilen Individuen an, die an dem einen Körperende einen Büschel von sehr kleinen, dünnen, haarähnlichen Gebilden haben, ein Kennzeichen auch für *Monocystis lumbrici* Henle. Beide Gregarinen, sowohl die hier fragliche als auch *Monocystis lumbrici* Henle, haben eine sehr eigenartige Bewegung, indem sie den Körper in schnellem Tempo zusammenziehen und ausdehnen, wodurch sehr deutliche wellenförmige Erhebungen längs der Körperseite hin- und hertreiben. Auch gibt es im Zusammenhang hiermit im Innern deutliche Plasmaströmungen.

Man könnte nun meinen, daß diese Gregarine eine Varietät von *Monocystis lumbrici* Henle sei, eine Varietät, die ihre von *Monocystis lumbrici* Henle abweichenden Merkmale, die im folgenden geschildert werden sollen, dadurch erhalten hat, daß sie in einem ganz neuen Medium lebt. Hesse (1909 p. 57 u. 58 Fig. XX) hat ja *Monocystis lumbrici* in *Lumbricus terrestris* L., Müll., *Lumbricus rubellus* Hoffmstr.

Digitized by Google

und *Lumbricus castaneus* SAV. gefunden, und besonders wichtig scheint mir die Tatsache zu sein, daß diese Gregarine ein etwas verschiedenes Aussehen, je nach dem Vorkommen im einen oder anderen Wirtstiere, hat. Zuerst fand ich diese Gregarine in *Helodrilus longus* UDE, ein in Schweden nicht früher gefundenes Oligochaet, das in Lund gefunden wurde. Später fand ich dasselbe Wirtstier in Alnarp, wo ich nur einige nicht infizierte Exemplare bekam. Dagegen habe ich ein Jahr später *Helodrilus longus* UDE in vielen Exemplaren aus einer dritten Gegend, V. Sallerup bei Eslöv, eingesammelt. Aus diesen Wirtstieren erhielt ich mehrere Exemplare von dieser auf den Figuren 52—55 abgebildeten Gregarine.

Die Gregarine ist auch in *Helodrilus caliginosus* SAV. in V. Sallerup und Veberöd gefunden. Daß sie in *Helodrilus caliginosus* in V. Sallerup vorkommt, ist nicht so verwunderlich, wenn man bedenkt, daß an demselben Orte, übrigens in einem Garten, auch *Helodrilus longus* UDE reichlich mit dieser Gregarine infiziert war. Daß sie in *Helodrilus caliginosus* SAV. überhaupt vorkommt, ist von besonderem Interesse, da dies beweist, daß die eigenartigen Merkmale der Gregarine nicht auf ein Vorkommen in den Samenblasen von *Helodrilus longus* UDE beruhen. Ob aber die phylogenetische Entwicklung der Gregarine durch ein Vorkommen in den Vesiculae seminales von *Helodrilus longus* UDE beeinflußt wird, ist eine ganz andere Frage, deren Möglichkeit ich nicht bestreite, eine Frage, über die ich übrigens mit Rücksicht auf den jetzigen Standpunkt unseres Wissens über die Herkunft der Gregarinen nicht diskutieren will.

Von ganz besonderer Bedeutung scheint mir die Tatsache zu sein, daß die hier fragliche Gregarine auch in *Lumbricus rubellus* HOFFMSTR. in Veberöd gefunden wurde, in welchem Wirtstier, wie oben gesagt, *Monocystis lumbrici* HENLE in Frankreich gefunden wurde. Auch in Schweden kommt *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbricus rubellus* HOFFMSTR. vor. Da beide Gregarinen somit in demselben Wirtstiere vorkommen können, können sie nicht als zwei infolge des Parasitismus verschiedene Varietäten einer und derselben Spezies betrachtet werden. Der Umstand, daß sowohl *Monocystis lumbrici* HENLE, als auch die hier fragliche Gregarine an einem und demselben Ort auftreten, beweist, daß die lokalen Verhältnisse keine momentane Abänderung der Parasiten von der einen Art zur anderen zur Folge haben können. In Lund kommen sie z. B. beide vor.

Daß die Artmerkmale der hier fraglichen Gregarine konstant sind, geht daraus hervor, daß ich sie angetroffen habe auch wenn

Digitized by Google

sowohl einerseits die Gegenden wie auch andererseits die Wirtstiere miteinander nicht übereinstimmten.

Daß *Monocystis Wallengrenii* endlich nicht als ein Entwicklungsstadium von *Monocystis lumbrici* Henle betrachtet werden kann, geht daraus hervor, daß ich mehrere Entwicklungsstadien beider Arten habe, die bei derselben Körpergröße erhebliche Differenzen der Morphologie aufweisen. Die Berechtigung *Monocystis Wallengrenii* als eine neue, d. h. nicht früher beschriebene Spezies anzusehen, ist also offenbar, und ich gehe jetzt zur Beschreibung der Artmerkmale über.

Die allgemeine Körperform ist länglich-oval bis schlauchförmig (Fig. 54, 52 u. 55). Übrigens wechselt die Körperform im Leben noch mehr je nach den Bewegungen des Tieres, die, wie gesagt, denjenigen der *Monocystis lumbrici* Henle ähnlich sind.

Die feine pelliculäre Streifung erscheint besonders bei den Exemplaren in physiologischer Kochsalzlösung.

Eine „mucron conique“ (Hesse) kann man nicht bei allen fixierten Exemplaren wahrnehmen. Beim Untersuchen der relativ vielen mir zur Verfügung stehenden Exemplare habe ich (Fig. 53) bisweilen eine Andeutung einer solchen gefunden. Dieser Höcker liegt ganz an der Spitze des Tieres, und zwischen diesem Höcker und dem eigentlichen, typischen Entoplasma liegt eine Zone von nicht so stark hervortretendem, alveolärem Entoplasma.

Der bei *Monocystis lumbrici* auftretende Büschel von feinen Haaren an dem einen Körperende findet sich auch bei *Monocystis Wallengrenii*. Wie Fig. 52 zeigt, erstreckt sich die Zone der haarähnlichen Gebilde nicht nur über die Spitze, sondern auch ein wenig über die Seite, deren Kontur etwas konkav erscheint. Auf der anderen Seite gehen ungefähr in derselben Höhe die haarförmigen Gebilde in kleinere über, die eine Zone von „Haaren“ bis nahe an die Körpermitte bilden. Folglich kann man den Schluß ziehen, daß die „Haare“, obgleich sie nicht an der anderen Körperseite erscheinen, auch dort existieren, und daß sie vielleicht kontrahiert sind. Eine Stütze für diese Annahme erhält man durch das Verhältnis, daß die in der Fig. 54 abgebildete Gregarine nicht nur an den beiden Körperenden, sondern auch, obgleich nicht so weit, längs der Körperseiten „Haare“ hat. Man bemerkt besonders, daß sich an dem einen Körperende eine dunklere Zone findet, etwa der Zone der längeren „Haare“ entsprechend. Am anderen Ende gibt es eine hellere Spitze, und einen dunkleren Streifen. Beide zusammen geben etwa die Stelle an, von der die langen „Haare“ ausgehen. Ähnlich dieser jungen Form hat auch die Gregarine, die in Fig. 55 abge-

Digitized by Google

bildet ist, längere „Haarbüschel“ an den Enden und kleinere, wahrscheinlich kontrahierte Gebilde längs der Seiten des Körpers.

Es zeigt sich also, daß diese eigentümlichen Gebilde den Körper ringsum bekleiden, was besonders frappant ist. Niemals hat man früher, soweit ich habe finden können, eine Gregarine gefunden, bei der dieses „Haarkleid“ den Körper völlig umgibt. Bei *Monocystis lumbrici* HENLE liegen solche oder ähnliche Gebilde nur am einen Körperende. Diese Gebilde sind von mehreren Autoren bei *Monocystis lumbrici* beobachtet worden. So hat schon HENLE (1845) diese „Cilien“ gesehen, die er aber niemals in Bewegung sah; „bei kleineren war die cilienartige Einfassung zuweilen viel breiter, hier und da körnig aussehend“ (HENLE 1845 p. 371). Dies stimmt mit meiner Beobachtung sehr gut überein. Auf der konvexen Seite meiner Fig. 55 sieht man etwas derartiges bei den kontrahierten „Haaren“. Beim Übergang von den sehr kontrahierten Haaren zu den längeren derselben Seite bemerkt man einige knollenförmig angeschwollene Gebilde, die man vielleicht am äußeren Teile stark kontrahierte und vielleicht auch als zusammengeballte „Haare“ ansehen kann, die also nicht im proximalen Teile beim Fixieren kontrahiert wurden.

ADOLF SCHMIDT (SCHMIDT 1854—55 p. 173) schreibt: „Wenn man eine Gregarine findet von gerader, nicht gebogener, Gestalt, welche sehr lebhaft ihre Körner in Massen von einem Ende zum anderen schiebt, wobei bald das eine, bald das andere Ende stark aufschwillt, ohne jedoch bedeutend von der geraden Richtung abzuweichen, so kann man darauf rechnen, daß sie an einem Ende einen Bündel kurzer, länglicher, oben abgerundeter Fortsätze hat. Dieser Federbusch ist bald größer, bald kleiner, läßt sich nicht abdrücken und im Wasser schwellen die einzelnen Fortsätze derselben zu Kugeln an.“ Dies gilt für eine Art, die er *Monocystis cristata* n. sp. nennt, welche, nach seinen Zeichnungen und seiner Beschreibung zu urteilen, mit der von HENLE beschriebenen *Gregarina lumbrici* zu identifizieren ist, was auch HESSE (HESSE 1909 p. 57) getan hat. Bei *Monocystis lumbrici* HENLE können also die „länglichen“ Gebilde in der Länge sehr wechseln, und unter besonderen Bedingungen (infolge osmotischer Wirkungen) schwellen die Fortsätze „zu Kugeln an“. Dies stimmt auch mit meiner Beschreibung über die entsprechenden Gebilde bei *Monocystis Wallengrenii* überein, wo die haarähnlichen Gebilde (Fig. 54 u. 55) an den Körperenden größer, an der Körpermitte dagegen kleiner sind, was meiner Ansicht nach entweder von verschiedenen osmotischen oder Kontraktionszuständen abhängt; und man hat in der Untersuchung SCHMIDT's einen Beweis

Digitized by Google

meiner Behauptung, daß man die kugelförmigen Gebilde der einen Körperseite bei der Gregarine, die in Fig. 54 abgebildet ist, als durch Osmose veränderte oder kontrahierte „Haargebilde“ ansehen kann.

L. Cuénot (Cuénot 1901 p. 584) beschreibt diese Gebilde bei *Monocystis lumbrici* Henle in folgender Weise: „l'extrémité antérieure presente un bouquet de longs poils toujours visibles.“

Während alle Beobachter darin übereinstimmen, daß bei *Monocystis lumbrici* Henle nur das eine Körperende mit haarähnlichen Gebilden bedeckt ist, muß man also bei *Monocystis Wallengrenii* n. sp. ein solches „Haarkleid“ rings um den ganzen Körper annehmen, obgleich es nicht bei allen fixierten Exemplaren so deutlich zutage tritt, was übrigens meiner Erfahrung nach auch der Fall mit dem Haarbüschel von *Monocystis lumbrici* ist.

Über die Morphologie dieser Haargebilde wissen wir bisher nichts Sicheres. Vielleicht sind sie von dem Körper abgesonderte Teile, die mit den Gallertfäden der Polycystideen vergleichbar sind. Dies wird dadurch in Abrede gestellt, daß bei *Monocystis lumbrici* Henle, laut der Untersuchung Hesse's, sich keine „Gallertschicht“ vorfindet, was aber nicht beweist, daß keine Gallertschicht in sehr jungen Stadien, vielleicht schon im intrablastophorialen Zustand, vorkommen kann.

Das Sarkocyt scheint verhältnismäßig wenig ausgebildet zu sein, das Myocyt ist dagegen kräftiger. Das Entoplasma ist grobkörnig und schließt die ziemlich großen Paramylumkörner ein. Der Kern (Fig. 52, 54 u. 55) ist immer bläschenförmig und mit einem Nucleolus versehen, der rund oder rundlich oval ist. Im Gegensatz hierzu ist er bei *Monocystis lumbrici* Henle länglich oval und hat im allgemeinen zwei oder mehrere Nucleoli. Bisweilen kann der Nucleolus bei *Monocystis Wallengrenii* n. sp. beinahe völlig verschwinden, bei anderen ist er sehr hell und färbt sich kaum mit den Kernfarbmitteln, was darauf hindeutet, daß er sich in einem Auflösungsprozesse befindet. Auflösungsprozesse sind bei gewissen anderen Gregarinen sehr allgemein; so bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms, wo sie von Berndt (1902) und Kuschakewitsch (1907) beobachtet wurden.

Das längste von mir beobachtete Exemplar von *Monocystis Wallengrenii* hatte eine Länge von 236,1 μ und eine Breite von 27,07 μ. Die Länge des Kernes war 19,5 μ und die Breite 13,65 μ. Die in Fig. 54 abgebildete Gregarine war 78 μ in der Länge, 41,34 μ im breitesten Durchmesser und hatte einen Kern von 17,16 μ im

Digitized by Google

längsten Diameter. Die Fig. 52 zeigt ein Tierchen von 134,1 μ in der Länge (die Biegung ist nicht berechnet), 44,07 μ Breite im breitesten Durchmesser und hat einen Kern, dessen Diameter 20,02 μ breit war. Die längsten „Haare“ sind 16,64 μ lang. Die Gregarine, welche in Fig. 55 gezeichnet ist, hat eine etwaige Länge von 174,5 μ (wegen der Krümmung schwierig exakt zu messen), eine Breite von 37,7 μ und einen Kern, dessen längster Diameter 18,2 μ ist.

Ich habe dieser Gregarine den Namen *Monocystis Wallengrenii* nach meinem geschätzten Lehrer, Herrn Professor Dr. HANS WALLENGREN, beigelegt, welcher mit großem Interesse diese Untersuchung verfolgt hat.

13. *Monocystis polymorpha* n. sp.

Fundorte: V. Sallerup, Reften.
Wirtstiere: *Lumbricus rubellus* in beiden Gegenden.

Monocystis polymorpha n. sp. ist eine Gregarine, die diesen Namen wegen des infolge der Kontraktionen der Myofibrillen und infolge der entoplasmatischen Strömung sehr verschiedenen Körperhabitus erhalten hat. So zeigen uns die Fig. 56, 57 u. 58 drei verschiedene Körperstellungen dieser Art. Bei den Tieren bemerkt man keine „mucron conique“ wie bei *Monocystis lumbrici* HENLE, obgleich diese Gregarine in anderer Hinsicht mit dieser Monocystidee verwandt ist. So hat sie den auch bei *Monocystis lumbrici* HENLE vorhandenen Haarbüschel. Bei dieser Art ist die Lage eine ganz andere als bei *Monocystis lumbrici* HENLE; denn während die „Haarzone“ bei dieser letzteren Gregarine sich nur auf dem hinteren Körperende befindet, liegt sie bei *Monocystis polymorpha* n. sp. beinahe rings um den Körper. Auf Fig. 57, die eine stark zusammengezogene Gregarine darstellt, sieht man die „Haare“ auf dem Körperteil liegen, der vermutlich das Hinterende bei *Monocystis lumbrici* HENLE darstellt. Nur muß man bemerken, daß der Körperteil, welcher die „Haare“ trägt, eine ziemlich ausgedehnte Partie zu sein scheint. Auf Fig. 56 liegen die „Haare“ sowohl auf dem vorderen, als auch auf dem hinteren Körperende uud außerdem auf einer intermediären Partie der einen Körperseite. Auf Fig. 58 ist eine Gregarine gezeichnet, die die „Haare“ sowohl an dem Vorder- als auch dem Hinterende trägt. Außerdem erstreckt sich diese Zone bis auf die Körperseiten. Man könnte somit diese Bilder so deuten, daß die Gregarinen auch längs der Körperseiten eine „Haarzone“ haben, was die verschiedene Lage der „Haare“ andeutet. Die „Haare“ sind aber zum Teil bei den Tieren eingezogen. Vielleicht gibt es aber eine Zwischenpartie

Digitized by Google

des mittleren Körpers, die nicht mit „Haaren“ bekleidet ist, denn längs einer Zone im mittleren Körperteil bei den drei gezeichneten Individuen dieser Gregarinenart bemerkt man keine „Haargebilde“. Dies kann indessen nur durch weitere Untersuchungen klargelegt werden.

Die „Haare“ sind äußerst feine Gebilde, die oft zusammengenommen nur als dunklere Schatten auftreten, deren Ursprung am Plasmaleib indessen durch eine dunklere Farbe gekennzeichnet ist.

Die pelliculäre Streifung ist nicht hervortretend. Das Sarkoplasma ist sehr dünn und die Myofibrillen nicht so stark entwickelt wie bei *Monocystis lumbrici* Henle oder *Monocystis suecica* Berlin.

Das Entoplasma schließt die Vakuolen ein, in denen die runden oder polygonalen Paramylumkörner liegen, die oft zu großen Klümpchen zusammengeballt sind, welche ein viel helleres Aussehen als die Umgebung aufweisen.

Der Kern ist rund oder ovoid und mit nur einem Kernkörperchen versehen. Er scheint seine Form mit den Bewegungen des Tieres etwas zu verändern. Die Kernmembran tritt bisweilen sehr undeutlich hervor. Der Kern ist oft etwas dunkler gefärbt als das umgebende Protoplasma, und seine dunklere Farbe scheint oft wie diffus im Kern ausgebreitet zu sein. In Fig. 57 ist die Kernmembran mehr distinkt und der Kern zeichnet sich im übrigen durch seine helle Farbe aus, die etwa mit der Plasmafarbe übereinstimmt.

Die Individuen dieser Gregarine zeichnen sich entweder durch dunklere (Fig. 56 und 58) oder durch eine hellere (Fig. 57) Tinktion aus.

Die Cysten (Fig. 59 und Fig. 60) zeichnen sich durch ihre ovale Gestalt aus, wodurch sie ein mit denjenigen von *Monocystis lumbrici* Henle gemeinsames Kennzeichen aufweisen. Ferner hat, was in beiden Cysten deutlich zutage tritt, das eine Individuum jeder Cyste eine dunklere, das andere eine hellere Farbe, und dies ist also auch für die jungen Cysten (Fig. 60) charakteristisch, bei denen die Kerne noch nicht aufgelöst sind. Somit kann die ungleiche Farbe nicht etwa von der anisochronischen Kernteilung der Syzygiten abhängen. In einem anderen Abschnitt dieses Werkes werde ich diese Frage weiter erörtern. Daß diese Cysten dieser Art angehören, ist aus ähnlichen Gründen wie diejenigen offenbar, welche mir dazu verholfen haben die ovoiden Cysten von *Monocystis lumbrici* Henle zu bestimmen.

Die Länge der in Fig. 57 abgebildeten Gregarine ist 65,65 μ, die Breite 63,96 μ. Der Diameter des Kernes ist 9,75 μ. Die Gregarine

Digitized by Google

in Fig. 56 ist 81,12 μ lang (die Krümmung nicht mitberechnet), 41,17 μ breit. Die Länge des Kernes ist 13 μ, die Breite 8,45 μ. Die in Fig. 58 abgebildete Gregarine ist 85,67 μ lang, 28,08 breit. Die Länge des Kernes ist 9,1 μ, die Breite 8,84 μ.

Die Cyste in Fig. 60 ist 92,69 μ lang, 60,84 μ breit, die in Fig. 59 gezeichnete Cyste ist 104 μ lang, 84,5 μ breit.

Die Ursachen, die mich gezwungen haben, diese Gregarine von *Monocystis lumbrici* HENLE zu unterscheiden, dürften aus der obigen Darstellung hervorgehen. Ich werde sie daher nur kurz zusammenfassen: erstens, der Mangel eines „mucron conique“, zweitens, die Ausbreitung des „Haarbüschels“ auf einer viel größeren Fläche als bei *Monocystis lumbrici* HENLE. Drittens, die sehr dünne ectoplasmatische Wandung, viertens, die hier schwächeren Myofibrillen, fünftens, die hier ziemlich gleich gestalteten Paramylumkörner, sechstens, der hier konstant nur mit einem Nucleolus versehene Kern.

14. *Monocystis tubiformis* BERLIN.

Diese Gregarine ist früher (BERLIN 1923) beschrieben worden. Über Fundorte und Wirtstiere siehe dort und in der tabellarischen Übersicht in diesem Werke.

15. *Monocystis vivax* n. sp.

Fundort: Ryd (in S. Sandby).
Wirtstier: *Eiseniella tetraëdra typica* SAV.

Dieser Fund einer Gregarine in *Eiseniella tetraëdra typica* SAV. ist höchst interessant, denn nirgends hat man früher diese Lumbricide mit Gregarinen infiziert gefunden. HESSE (op. cit. p. 42) schreibt in der tabellarischen Übersicht: „*Eiseniella tetraëdra* SAV. . . . Jamais de Grégarines“, und BOLDT hat auch die gleiche Mitteilung geliefert. Es heißt nämlich (op. cit pag. 64): „*Eiseniella tetraëdra* SAV. . . . Keine Gregarinen“. Obgleich ich mehrere hundert Individuen von *Eiseniella tetraëdra* aus Knästorp (bei Lund) untersucht habe, habe ich auch aus diesem Ort dasselbe negative Resultat wie die oben zitierten Autoren erhalten. Es ist daher interessant, daß ich aus dem oben angeführten Ort, Ryd (in S. Sandby), diese Lumbricide, *Eiseniella tetraëdra (typ.)* SAV., sehr häufig mit einer früher nicht bekannten Gregarine infiziert gefunden habe, und dieser Ort ist also der erste, an welchem man die erwähnte Lumbricide überhaupt mit Gregarinen infiziert gefunden hat.

Die Gregarine (Fig. 61) hat eine eiförmige bis runde Form, die mit den schnellen Bewegungen variiert. Diese werden teils durch


Digitized by Google

Kontraktionen der Körperwandung, teils durch entoplastische Strömungen hervorgebracht.

Eine pelliculäre Streifung wurde nicht beobachtet. Das Sarcoplasma ist sehr dünn. Die Myofibrillen sind gut entwickelt. Das Entoplasma schließt die Vakuolen für die Paramylumkörner ein, die von zwei Hauptarten sind, große runde ovoide oder polygonale und sehr kleine runde oder ovoide. In dem Entoplasma gibt es in den die Vakuolen umgebenden Maschen viele mit Eisentrioxyhämatein schwarz gefärbte Körnchen. Der Kern ist bläschenförmig, dunkler gefärbt als das umgebende Plasma und schließt einen ziemlich großen Nucleolus ein.

Die lebhafte Bewegung und das Aussehen der Paramylumkörner erinnern an *Monocystis Carlgrenii* n. sp. und dürfte in die Nähe dieser Art in das System plaziert werden, obgleich keine „Haargebilde" hier gefunden wurden.

In noch einer Hinsicht erinnert diese Art gewissermaßen an *Monocystis Carlgrenii* n. sp., nämlich dadurch, daß die Cysten, die ich bei dieser Art ziemlich leicht habe bestimmen können, oval sind (Fig. 62) wie diejenigen von *Monocystis Carlgrenii* n. sp.

Die Länge des in Fig. 61 gezeichneten Tieres ist 110,5 μ, die Breite 80,6 μ, der Kern ist 19,63 μ lang, 17,68 μ breit. Das größte gemessene Individuum hatte eine Länge von 133,2 μ und eine Breite von 109,2 μ. Der runde Kern hatte einen Durchmesser von 22,23 μ. Die Cyste der Fig. 62 hat eine Länge von 196,1 μ und eine Breite von 156 μ. Somit ist diese Art viel größer als *Monocystis Carlgrenii* n. sp., von welcher sie sich auch durch das Fehlen eines Haarbüschels unterscheidet.

Sehen wir die Cyste (Fig. 62) noch einmal an, so bemerken wir die sehr frappante Verschiedenheit der Farbe der beiden encystierten Tiere, eine Verschiedenheit, die teils zufolge der ungleichen Färbung des entoplasmatischen Netzwerkes der beiden Tiere, teils infolge ungleich großer Paramylumkörner der encystierten Gregarinen entstanden ist. Dieses Verhältnis werde ich in einem besonderen Abschnitt nebst ähnlichen Erscheinungen bei anderen Gregarinen erörtern.

Ich habe dieser Gregarine wegen der für sie charakteristischen schnellen Bewegung den Namen *Monocystis vivax* n. sp. gegeben.

16. *Monocystis Carlgrenii* n. sp.

Fundorte: Kågeröd, Veberöd, V. Sallerup, Reften, Ryd (in Sandby), Lund, Växjö.


Digitized by Google

Wirtstiere: *Lumbricus terrestris* L., Müll. in Kågeröd, Veberöd und V. Sallerup.

Lumbricus rubellus Hoffmstr., in Växjö, Veberöd, Reften (in Sandby), V. Sallerup und Lund.

Monocystis Carlgrenii n. sp. ist eine Art, die in Schweden ziemlich weit verbreitet ist und dann und wann in allen oben aufgezählten Gegenden mit Ausnahme von Lund massenhaft vorkommt.

Die Gregarinen zeigen gewöhnlich in der physiologischen NaCl-Lösung eine ziemlich lebhafte Bewegung, wodurch man die natürliche Form der ruhenden Gregarine in lebenden Präparaten selten sieht. Sie dürfte gerundet sein. In Fig. 63 a und b sieht man zwei ausgewachsene Individuen der frei in der Samenflüssigkeit vorkommenden Gregarine. Obgleich bei dieser Gregarine kein „mucron conique“ vorkommt, gibt es einen „Haarbüschel“. Wenigstens muß ich diese auch bei lebenden Gregarinen dann und wann erscheinenden haarähnlichen Gebilde so deuten, die auch in Fig. 63 a und b gezeichnet sind. Ich muß sie als zum Plasmaleib gehörig betrachten und will sie daher mit entsprechenden Gebilden bei *Monocystis lumbrici* Henle vergleichen.

Die ectoplasmatische Wandung ist verhältnismäßig dünn. Pelliculäre Streifen wurden nicht beobachtet. Das Sarcoplasma scheint sehr dünn zu sein. Die Myofibrillen sind kräftig entwickelt und bilden Netze mit dichten Maschen. Das Entoplasma schließt die Vakuolen ein, in denen die Paramylumkörner liegen, die von zweierlei Gestalt sind: große ovoide und sehr kleine runde. *Monocystis Carlgrenii* erinnert somit auch betreffs der Form der Paramylumkörner an *Monocystis lumbrici* Henle.

Der Kern ist bei den freien, d. h. nicht eingekapselten Gregarinen sehr schwer zu färben, und seine Konturen sind daher bei gewöhnlichen Ausstrichpräparaten entweder wie verwischt oder wenigstens sehr undeutlich. Vermutlich beruht dies zum Teil auf einem zwischen Kern und Entoplasma sehr heftigen Austausch von Bestandteilen, ähnlich wie dies bei den in Lund vorkommenden *Monocystis lumbrici* Henle der Fall zu sein scheint. Will man daher den Kern am sichersten sehen, muß man ihn bei Tieren, die im Augenblicke der Encystierung sind, betrachten. So zeigt uns Fig. 64 zwei solche Gregarinen, bei denen die Kerne bläschenförmig erscheinen. Die undeutlichen Konturen der Kerne bei den „freien“ Gregarinen treten sehr instruktiv auf Fig. 63 a und b hervor. Am deutlichsten ist der Kern auf Fig. 63 b, wo er in Form eines ovalen Bläschens, das etwas dunkler als das umgebende Entoplasma ist, hervortritt.

Digitized by Google

Der Nucleolus ist nicht als deutlicher Körper zu entdecken. Vielleicht ist er im Caryoplasma aufgelöst. Auch Fig. 63a zeigt uns ähnliche Verhältnisse. Hier sind sogar die Konturen der Kernmembrane noch mehr verwischt. In ähnlicher Weise zeigen auch die meisten von mir in Ausstrichpräparaten beobachteten Gregarinen sehr undeutliche Kernbilder. Wenn der Kern überhaupt etwas mehr markiert ist, was in seltenen Fällen zutrifft, hat er keine konstante Form, wie dies bei mehreren Gregarinen der Fall ist. Bisweilen ist er halbmondförmig, bisweilen gerundet, in anderen Fällen oval usw. Vermutlich ändert er seine Form nicht nur in Abhängigkeit von dem Austauch der Bestandteile zwischen Kern und Entoplasma, sondern auch infolge der verschiedenen Bewegungsstellungen des Plasmaleibes. Dagegen zeigt Fig. 64 sehr deutlich, daß die beiden im Einkapseln begriffenen Gregarinen runde bläschenförmige Kerne haben. Das eine Tierchen mit hellem Entoplasma hat einen dunkel gefärbten Kern, das andere mit dunklerem Entoplasma hat einen helleren Kern. Beim dunkleren Kern bemerkt man den großen Nucleolus nebst einigen kleineren, runden Körperchen, die in der Peripherie liegen und die wegen ihrer durch Eisenalaunhämatoxylin (HEIDENHAIN) sehr stark hervortretenden, schwarzen Farbe möglicherweise als vom Nucleolus abgesonderte Körperchen zu deuten sind. Übrigens ist das Caryoplasma dunkel gefärbt. Beim anderen Syzygiten ist der Kern auch bläschenförmig und weist eine äußerst feine Membrane auf. Der Nucleolus tritt hier einheitlich als ein rundes, beinahe zentral gelegenes, schwarz gefärbtes Körperchen hervor. Die Lininmaschen wurden nicht festgestellt.

Die ungleiche Farbe der beiden Syzygiten scheint teils darauf zu beruhen, daß die entoplasmatischen Netzwerke, welche die mit Paramylumkörnern versehenen Vakuolen umgeben, ungleich stark gefärbt sind infolge ungleicher Mengen chromatischer Bestandteile, teils dürfte diese Verschiedenheit der beiden Syzygiten ihre Ursache in dem Vorhandensein von zusammengeballten Paramylumkörnerhaufen in dem helleren Tierchen haben. Ob auch die Paramylumkörner von ungleicher Größe in den beiden Syzygiten sind, ist unmöglich zu entscheiden.

Die etwaige Form und Größe der Cysten dürfte aus Fig. 64 hervorgehen. Die Cysten sind bei dieser Art immer oval und erinnern also in dieser Hinsicht auch an die von *Monocystis lumbrici* HENLE. Anfangs fand ich diese kleinen Cysten (Fig. 65) oft massenhaft in den Vesiculae seminales der mit dieser Gregarine infizierten Wirtstiere in allen oben aufgezählten Gegenden mit Ausnahme von Lund.

Digitized by Google

Später habe ich durch Anwendung meiner Methoden zur Bestimmung der Cysten diese kleinen, ovalen Cysten als zu dieser Art gehörig bestimmen können. Die in Encystierung begriffenen Gregarinen der Fig. 64 liefern einen meiner Beweise für die Richtigkeit dieser Bestimmung.

Die ausgewachsenen Tiere (Fig. 63a u. b) haben folgende Dimensionen: die Gregarine der Fig. 63a Länge sowie Breite 47,58 μ, die Gregarine der Fig. 63b Länge 46,8 μ, Breite 40,82 μ. Die in Encystierung begriffenen Gregarinen der Fig. 64 haben zusammengenommen eine Länge von 64,61 μ, die breiteste Gregarine ist 46,15 μ. Dies stimmt auch mit den Zahlen der in Fig. 65 gezeichneten Cyste überein, bei welcher noch die Zahlen für den Durchmesser der Cystenhülle hinzukommen. Die ganze Cyste ist nämlich 76,44 μ lang, 67,48 μ breit. Die in dieser Cyste eingeschlossenen Tiere haben zusammengenommen eine Länge von 57,33 μ und eine Breite von 43,94 μ, was mit der obigen Angabe der entsprechenden Zahlen für die in Encystierung begriffenen Tiere gut übereinstimmt.

Diese Gregarine zeigt, wie oben hervorgehoben wurde, im Leben eine stetige, sehr lebhafte Bewegung, die betreffs der Schnelligkeit sehr an *Monocystis lumbrici* HENLE erinnert. Jedoch besteht infolge der verschiedenen Körpergestalt der beiden Gregarinen eine Verschiedenheit betreffs der Veränderungen, die die Körperfläche während der Bewegung durchläuft. Wegen des langgestreckten Körpers bei *Monocystis lumbrici* HENLE verlaufen die Kontraktionswellen der Myofibrillen den Längsseiten entlang, und diese Kontraktionswellen sind auf den Längsseiten wenigstens beinahe isochronisch; ein gutes Bild hiervon hat schon SCHMIDT (op. cit. 1854, Taf. XIV Fig. 14) geliefert. Bei *Monocystis Carlgrenii* verlaufen dagegen die Kontraktionswellen anisochronisch und treten oft nicht in so bedeutendem Grade hervor wie bei der obengenannten Art. Indessen gibt es hier statt solcher mehr frappanter Kontraktionswellen heftige Plasmaströmungen im Innern, die ein Bild von heftigen Bewegungen hervorbringen. Ich habe diese Bewegungserscheinungen, welche, oberflächlich betrachtet, an die Bildung der Lobopodien bei Amöben erinnern, so gedeutet, daß zuerst durch Kontraktion der Myofibrillen ein kleiner Teil der Körperwandung als eine Ausbeulung hervorgetrieben wird, in welche dann das Entoplasma, vielleicht auch infolge Kontraktionen der Myofibrillen, hineingetrieben wird. Diese Strömung des Entoplasmas richtet sich gegen einen Punkt der Ausbeulung und manchmal sieht man dann zwei Plasmaströme verschiedener Richtungen gegen diesen Punkt fließen. Dadurch wird

Digitized by Google

anfangs die Ausbeulung noch mehr ausgetrieben, bis die Elastizität der Wandung ein weiteres Ausdehnen verhindert. Die Stromrichtung ändert sich und die Ausbeulung wird wieder ausgeglichen. Während die Lobopodien durch die Einwirkung der Plasmaströme entstehen, dürften somit diese Ausbeulungen infolge Kontraktionen der in der Körperwandung vorhandenen Fibrillen entstehen. Dies ist indessen nur ein Versuch, die Bewegungserscheinungen zu deuten. Ob die Plasmaströmung, oder ob die Kontraktion der Körperwandung das Primäre ist, dürfte nur aus spezielleren Untersuchungen hervorgehen und würde vielleicht auch dann teilweise durch subjektive Meinungen entschieden werden. Jedenfalls dürfte diese Beschreibung ein ziemlich vollständiges Bild von den Bewegungserscheinungen dieser Gregarine liefern. Außerdem habe ich in Fig. 66 drei aufeinanderfolgende Momente dieser Bewegung eines und desselben Tieres gezeichnet. Diese Bilder zeigen die Formveränderungen des Körpers infolge Kontraktionen und Plasmaströmungen, ebenso die Richtungen der Plasmaströmungen. Diese drei Phasen der Bewegung dauerten 15 Sekunden.

Infolge des Vorhandenseins von „Haaren“ und von ungleich großen Paramylumkörnern erinnert diese Gregarine gewissermaßen an *Monocystis lumbrici* Henle. Auch die schnelle Bewegung der Gregarine ist ein an diese Monocystidee erinnerndes Kennzeichen. Indessen ist die geringe Größe und die Körperform, ebenso der bei dieser Gregarine bläschenförmige Kern mit nur einem Nucleolus von *Monocystis lumbrici* abweichend, so daß sie natürlich nur mit ihr als verwandt zu betrachten ist. Von *Monocystis turbo* Hesse ist sie durch die Form, durch die Paramylumkörner, sowie durch die Verschiedenheit des Ectoplasmas und die Bewegungsart gut zu unterscheiden. Dagegen erinnert sie mehr an *Monocystis lumbrici olidi* Schmidt, von welcher sie durch den verschiedenen Bau der ectoplasmatischen Anhänge, durch den Bau des Kernes und der Paramylumkörner, sowie durch die Größe unterschieden wird. Auch die Bewegung, die ich fast immer bei lebenden Gregarinen meiner Art gefunden habe, scheint bei *Monocystis Carlgrenii* viel schneller vor sich zu gehen als bei *Monocystis lumbrici olidi* Schmidt. Indessen scheinen beide ziemlich nahe verwandt zu sein, was durch die gerundete Körpergestalt, die haarähnlichen Gebilde und den bläschenförmigen Kern beider Gregarinen angezeigt wird. Meiner Ansicht nach bildet diese Gregarine durch ihre lebhaftere Bewegung, durch ihren mehr inkonstanten Kern und durch ihre längeren „Haargebilde“ gewissermaßen eine Zwischenform zwischen *Monocystis lum-*

Digitized by Google

brici HENLE und *Monocystis lumbrici olidi* SCHMIDT, obgleich sie dieser letzteren am nächsten steht.

Ich habe dieser Gregarine nach meinem geschätzten Lehrer, Herrn Prof. Dr. OSCAR CARLGREN, den Namen *Monocystis Carlgrenii* gegeben.

17. *Monocystis herculea* BOSANQUET.

LIEBERKÜHN pl. VIII Fig. 5 u. 6		1855
Monocystis herculea	BOSANQUET	1894
„ „	HESSE	1909
„ „	BOLDT	1910

Kommt in den Vesiculae seminales von *Lumbricus terrestris* L., MÜLL., *Lumbr. rubellus* HOFFM., *Lumbr. castaneus* SAV., *Helodrilus caliginosus* SAV. und *Helodrilus chloroticus* SAV. vor. Im allgemeinen trifft man nur einzelne Exemplare. Gelegentlich habe ich aber die Gregarine in größeren Mengen im Cölom von *Lumbr. rubellus* HOFFM. gefunden. Auch in *Dendroboena rubida* var. *subrubicunda* EISEN wurde diese Art gefunden. Ist nur in Lund und Uppåkra angetroffen.

18. *Monocystis oblonga* n. sp.

Fundort: Lund.

Tritt selten in den Vesiculae seminales von *Lumbr. castaneus* SAV. und *Hel. longus* UDE aus Lund auf. Dagegen ist sie reichlicher in *Lumb. terrestris* L., MÜLL. aus Kågeröd, Asum und Veberöd und in *Lumbr. rubellus* HOFFM. aus V. Sallerup, Toppeladugård, Berg. trädgården und Reften vertreten. Der Name *Monocystis oblonga* ist dem Tier wegen des länglichen Körpers (Fig. 67) beigelegt. Das Ectoplasma scheint schwach entwickelt zu sein. In dem Entoplasma bemerkt man große Amyloidkörperchen von 5,98 μ Länge, 3,9 μ Breite; außerdem liegen hier und da kleinere rundliche Paramylumkörner (Fig. 68). Der Kern ist länglich und hat einen Nucleolus derselben Form. Größe des Kernes: 15,2 μ Länge, 10,83 μ Breite. Nucleolus: 5,41 μ Länge, 4,12 μ Breite. Die Länge des Tieres 552,9 μ, die Breite 43,3 μ. Die Cysten (Fig. 69) sind beinahe rund und erreichen eine Länge von 520,4 μ und eine Breite von 453,2 μ.

19. *Monocystis Elmassiani* HESSE.

Monocystis Elmassiani HESSE 1909.

Ich habe in einem Exemplar von *Lumbricus terrestris* L., MÜLL. eine Gregarine in den Vesiculae seminales gefunden, die mit der Beschreibung HESSE's für *Monocystis Elmassiani* übereinzustimmen scheint. Doch habe ich nur unsicher den Kern und nicht die pelli-

Digitized by Google

culären Strien gesehen. Daß ich die Gregarine doch zu der erwähnten Art rechne, beruht auf der typischen Anschwellung des vorderen Körperendes.

20. *Nematocystis magna* Schmidt.

Monocystis	*magna*	Schmidt	1854
"	"	Lieberkühn	1855
"	"	Bütschli	1881
"	"	Ruschhaupt	1885
"	"	Wolters	1891
"	"	Bosanquet	1894
"	"	Clarke	1895
"	"	Labbé	1899
"	"	Cuénot	1901
"	"	Brasil	1905
Nematocystis	"	Hesse	1909
"	"	Boldt	1910.

Früher in Südfrankreich und Deutschland in den Samenblasen von *Lumbr. terrestris* L., Müll. gefunden. Tritt auch in Schweden nur in *Lumbr. terrestris* L., Müll. auf und wurde nur in Lund gefunden. Ist in gewissen Gegenden der Stadt zahlreicher. Am häufigsten sind die Wirtstiere nur von einzelnen Individuen infiziert

21. *Nematocystis anguillula* var. *gracilis* n. var.

In den Vesiculae seminales von *Lumbricus terrestris* L., Müll., *Lumbr. rubellus* Hoffm. und *Lumbr. castaneus* Sav. aus Lund und in *Lumbr. rubellus* aus Smedby und Alnarp habe ich bisweilen eine Gregarine gefunden, die an *Nematocystis anguillula* Hesse erinnert. Der Name *Nematocystis anguillula* var. *gracilis* ist ihr wegen des verhältnismäßig schlanken Körpers beigelegt worden (Fig. 70). Das eine Körperende ist wie bei *Nematocystis anguillula* Hesse spitz auslaufend, das andere schwach abgerundet, jedoch nicht so hervortretend wie H. es bei *Nematocystis anguillula* auf seine Fig. LXXI gezeichnet hat. Die Länge des größten Exemplars war 2 mm 518 μ, während die Breite nur 31,4 μ war. Die entsprechenden Zahlen für *Nematocystis anguillula* Hesse sind nach der Diagnose Hesse's 2 mm Länge, 40 μ Breite. Aus diesen Zahlen geht hervor, daß *Nematocystis anguillula* var. *gracilis* n. var. viel schmäler ist als *Nematocystis anguillula*, was auch durch einen Vergleich der Fig. LXXI Hesse's mit meiner Fig. 70 hervorgeht. Auch zeigt die Pellicula nur Längsstreifen. Die Paramylumkörner sind schwach ausgebildet, rundlich. Der Kern ist im allgemeinen mit vier Nucleoli versehen (Fig. 71). Seltener nur drei (Fig. 72). *Nematocystis anguillula* da-

Digitized by Google

gegen hat fast konstant zwei große Nucleoli. Auf Fig. 72 sind die zwei Nucleoli nicht ganz geschieden. Die Nucleoli sind im allgemeinen von einem etwas helleren Hof, der wahrscheinlich durch eine Schrumpfung bei der Fixierung entstanden ist, umgeben. Hier und da entsenden sie kleine Ausläufer in den Kern. In diesem liegen auch mehrere kleine Chromatinkörner.

Die Tiere kommen frei in den Samenblasen vor. Ich kann somit nicht der Meinung Boldt's beistimmen, daß man die Gattungen *Monocystis* und *Nematocystis* voneinander unter anderem dadurch unterscheidet, daß *Monocystis* frei in den Samenblasen lebt, *Nematocystis* aber auf irgendeine Weise an den Samentrichtern oder Samenblasenwand fixiert sitzt. In *Nematocystis gracilis* findet man jedenfalls hiervon noch eine Ausnahme. Vielmehr muß man nach meiner Meinung die Beschreibung Hesse's (Hesse 1909 p. 45) über *Nematocystis* beibehalten. Gegen die Einwendung, daß *Monocystis Elmassiani* zur Gattung *Nematocystis* unter solchen Umständen gerechnet werden dürfte, kann hervorgehoben werden, daß diese Art mit ihrem angeschwollenen Vorderende keine „Aspect nématoïd" (Hesse) hat. Diese Fragen werden weiter in einem anderen Abschnitt erörtert.

22. *Nematocystis vermicularis* Hesse.

Nematocystis vermicularis Hesse 1909.

Tritt ziemlich selten, immer in höchstens nur einigen Exemplaren, einmal in den Samenblasen von *Lumbricus terrestris* L., Müller aus Lund auf. In demselben Wirtstier habe ich diese Gregarine aus Smedby und Uppsala und in *Lumbr. rubellus* aus Växjö gefunden. Die Gregarine scheint nicht wie in Frankreich so von Amöbocyten bedeckt zu sein.

23. *Rhynchocystis pilosa* Cuénot.

Stein, Fig. 4		1848
Schmidt, Fig. 5 u. 35		1854
Lieberkühn, pl. I Fig. 3		1855
Monocystis minuta	Ruschhaupt	1885
„ *porrecta*	Ruschhaupt	1885
„ *cuneiformis*	Ruschhaupt	1885
„ *pilosa*	Cuénot	1901
„ *agilis*	Drzewecki	1904
„ *pilosa*	Brasil	1905
Rhynchocystis pilosa	Hesse	1909
„ „	Boldt	1910

Fundorte und Wirtstiere: In *Lumbr. terristris* aus V. Sallerup, Smedby, Arild, Kågeröd, Stehag, Lund.

Digitized by Google

In *Lumbr. rubellus* aus V. Sallerup, Smedby, Växjö, Aneboda, Göteborg, Toppeladugård, Alnarp, Berg. Trädgården, Veberöd, Reften, Ryd, Lund.

In *Lumbr. castaneus* aus Bergianska trädgården, Stehag, Lund.

Hesse unterscheidet von dieser Art drei Varietäten, welche er var. A, B und C nennt. Ob es einfache Varietäten ein und derselben Art sind, ist jedoch ganz unsicher, da die Entwicklung nicht bekannt ist, und diese Varietäten auch im inneren Bau Unterschiede aufweisen. Von seinen Varietäten habe ich var. B bisweilen zahlreich in den Samenblasen von *Lumbr. rubellus* Hoffm. und *Lumbr. castaneus* Sav. gefunden. Diese Varietät scheint also in Schweden, ebenso wie in Frankreich, nur bei den genannten Lumbriciden aufzutreten. Dagegen hat sie Boldt (Boldt 1910 p. 61) nur in *Lumbr. terrestris* L., Müller in Ostpreußen gefunden.

In den schwedischen *Lumbr. terrestris* L., Müller, *Lumbr. rubellus* Hoffm. und *Lumbr. castaneus* Sav. habe ich dagegen oft eine andere Varietät gefunden, der ich den Namen var. *oculata* wegen des besonders hervortretenden Merkmals der Lage des Kernes beilege. Der Kern befindet sich nämlich in der unmittelbaren Nähe des Vorderendes des Tieres (Fig. 73 u. 74), ebenso wie bei den Varietäten A und C Hesse's. Während er dagegen bei diesen Varietäten in dem differenzierten Entoplasma des Vorderendes oder demselben ganz nahe liegt (Fig. LX A u. C, Fig. 19 u. 20 Hesse 1909) liegt er bei *var. oculata* immer außerhalb des differenzierten Teiles. Ein zweites konstantes Merkmal ist die Form der Gregarine: am Vorderende schwach zugespitzt (Fig. 73) oder stumpf endigend (Fig. 74), am Hinterende dagegen mehr zugespitzt. Die größte Dicke besitzt ein Teil des Körpers, der etwas vor der Mitte, näher dem Vorderende liegt. Der Körper ist also spindelförmig. Während die Varietät A Hesse's ihren größten Durchmesser ganz nahe dem Vorderende, die Varietät B dagegen am Hinterende hat, liegt die größte Dicke der var. *oculata* also der Mitte genähert. Das Hinterende der var. A Hesse's ist spitz auslaufend, der var. C abgerundet; bei var. *oculata* dagegen zeigt dieser Teil ein Zwischenstadium zwischen beiden Varietäten. Das größte von mir beobachtete Exemplar erreichte eine Länge von 118,9 μ, eine Breite von 52 μ (im breitesten Durchmesser). Der Kern: 12,22 μ in der Länge, 10,27 μ in der Breite. Der Diameter des runden Nucleolus: 3,12 μ. Das Verhältnis der Länge zu der Breite liegt demnach zwischen 2 u. 3, während das entsprechende Verhältnis bei der Varietät Hesse's höher als 33 ist. (Vgl. die Zahlen Hesse's, Hesse op. cit. p. 126.) Diese Zahlenverhältnisse zeigen also, wie die Figuren, daß die hiesige Varietät

Digitized by Google

oculata relativ kürzer ist und größeren Durchmesser hat als die Varietät A HESSE's, der er sonst am meisten gleicht.

Die Cysten von *Rhynchocystis pilosa* (Fig. 75) variieren in der Größe, haben aber immer eine konstant ovale Gestalt. Die Syzygiten sind verschieden stark färbbar. Die in Fig. 75 gezeichnete Cyste hat eine Länge von 275,7 μ und eine Breite von 190,2 μ.

24. *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT.

Monocystis	*porrecta*	SCHMIDT	1854
„	„	CUÉNOT	1901
„	„	BRASIL	1905
Rhynchocystis	„	HESSE	1909
„	„	BOLDT	1910

Rhynchocystis porrecta SCHMIDT scheint in Schweden ziemlich stark verbreitet zu sein. Sie kommt in *Lumbr. terrestris* aus Smedby vor. In *Lumbr. rubellus* ist sie in folgenden Gegenden gefunden: Smedby, Växjö, Aneboda, Alnarp, Berg. Trädgården, Reften, Ryd, Lund, in *Lumbr. castaneus* aus Berg. Trädgården, in *Hel. caliginosus* aus Ramlösa, in *Eisenia foetida* aus Berg. Trädgården und Lund.

25. *Rhynchocystis piriformis* n. sp.

Rhynchocystis piriformis kommt in *Lumbr. terrestris* L., MÜLLER aus Veberöd vor. Ferner ist sie in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus V. Sallerup, Alnarp, Ramlösa, Lund und Uppåkra und in *Eisenia foetida* SAV. aus Lund gefunden worden. Sie zeichnet sich durch einen birnenförmigen Körper aus (Fig. 76, 77), ein Merkmal, das mich veranlaßt hat ihr den Namen *Rhynchocystis piriformis* zu geben. Der Körper ist vorn rüsselartig verlängert und sitzt in den Spermatophoren bis zum völligen Auswachsen des Tieres fest. Bei den völlig entwickelten Exemplaren liegt die rüsselartige Verlängerung immer ausgestreckt sogar bei der Encystierung. Diese Gregarine erreicht eine Länge von 144 μ, eine Breite von 56 μ.

26. *Zygocystis cometa* STEIN.

Zygocystis	*cometa*	STEIN	1848
„	„	RUSCHHAUPT	1885
„	„	HESSE	1909
„	„	BOLDT	1910

Fundorte: Toppeladugård, Alnarp, Veberöd, Ramlösa, Limhamn.

Wirtstiere: *Helodrilus caliginosus* SAV. in sämtlichen Fundorten, außerdem *Helodrilus chloroticus* SAV. aus Toppeladugård.

Ich habe eine Gregarine, die ich in den oben aufgezählten Gegenden in *Helodrilus caliginosus* SAV. und (aus einem Lokale) in

Digitized by Google

Helodrilus chloroticus Sav. gefunden habe, mit *Zygocystis cometa* Stein identifiziert. Diese Gregarine (Fig. 78) stimmt mehr mit der von Stein gezeichneten Gregarine als mit der von Hesse abgebildeten überein, obgleich auch Hesse seine Gregarine mit *Zygocystis cometa* Stein identifiziert hat. Meiner Ansicht nach könnte diese in Fig. 78 gezeichnete Gregarine eben in der von Stein abgebildeten Serie von *Zygocystis cometa* Stein ohne weiteres plaziert werden, und zwar zwischen den Fig. 8 u. 9 (Tafel IX in Stein's op. cit. 1848), wenn man nur den allgemeinen äußeren Körperhabitus einer Identifizierung zugrunde legt.

Die ectoplasmatische Wandung ist ziemlich dick und mit großen Furchen versehen, die deutlicher gegen die Pole der adjungierten Gregarinen werden. Von diesen freien Körperenden gehen die bei dieser Gregarine sehr distinkten Haargebilde aus, die ebenso wie die grubenförmigen Vertiefungen des Ectoplasmas schon früher bekannt sind. Das Entoplasma schließt die sehr kleinen, runden Paramylumkörner ein, die hier und da in kleinen Haufen zusammengeballt sind, welche von gröberen Entoplasmasträngen zusammengehalten werden. Die von Hesse (op. cit. p. 196 u. 197) erwähnten großen Vakuolen im Entoplasma habe ich bei den hier in Schweden vorkommenden Gregarinen dieser Spezies nicht sehen können.

Der Kern ist wie bei den in Frankreich vorkommenden Individuen der Art bläschenförmig und mit einem vakuolisierten Nucleolus versehen.

Die in der Fig. 78 gezeichneten adjungierten Gregarinen haben eine Gesamtlänge von 143,7 μ und eine Breite von 75,27 μ. Die ovalen Cysten (Fig. 79) haben eine Länge von 269 μ und eine Breite von 224,8 μ.

27. *Zygocystis suecica* n. sp.

Fundort: Bergianska Trädgården (Stockholm).
Wirtstier: *Eisenia foetida* (Sav.)

In *Eisenia foetida* Sav. aus Bergianska Trädgården (Stockholm) habe ich eine *Zygocystis*-Art dann und wann gefunden, die von den bisher bekannten Arten der Gattung *Zygocystis* am meisten an *Zygocystis pilosa* Hesse erinnert.

Die Gregarinen (Fig. 80) kommen immer zu zweien vor. Die entgegengesetzten Körperenden der beiden adjungierten Tiere sind abgerundet und die Gregarine weicht somit in dieser Hinsicht erheblich von *Zygocystis cometa* Stein und *Zygocystis legeri* Hesse ab, welche beide, besonders aber *Zygocystis legeri* Hesse, zugespitze Hinterenden


Digitized by Google

haben. Dagegen hat *Zygocystis pilosa* HESSE abgerundete Hinterenden. Sie sind aber bei dieser letzten Art mehr abgerundet als bei *Zygocystis suecica* n. sp. Auch ist das Gesamtbild von *Zygocystis suecica* n. sp. (Fig. 80) erheblich abweichend sowohl von *Zygocystis cometa* STEIN als auch von *Zygocystis legeri* HESSE und, obgleich *Zygocystis suecica* n. sp. ein wenig an *Zygocystis pilosa* HESSE erinnert, weicht sie auch von dieser Gregarine in einigen Beziehungen ab. So ist die Körperform bei *Zygocystis pilosa* HESSE rund oder oval (HESSE op. cit. p. 198 Fig. LXXXIX), bei *Zygocystis suecica* n. sp. dagegen ist die Körperform (Fig. 80) langgestreckt oval. Ein zweites Kennzeichen trägt auch bei, die beiden Gregarinen gut voneinander zu unterscheiden. Bei *Zygocystis suecica* n. sp. bemerkt man an der Verbindungsfläche der beiden Syzygiten (Fig. 80) eine deutliche Einschnürung, d. h. die Syzygiten berühren einander mit Flächen die nicht besonders groß sind, während bei *Zygocystis pilosa* HESSE diese Verbindungsflächen verhältnismäßig größer sind. HESSE erwähnt (op. cit. p. 198) betreffs dieser letzteren Art: „Les deux conjoints sont toujours accolés par une large base et se dépriment mutuellement (Fig. LXXXIX), au contraire de ce qui a lieu chez *Z. cometa* . . . .“ Ich habe gefunden, daß die Individuen dieser Art immer etwas assymmetrisch sind, wenn man an einen Schnitt der Längsachse entlang denkt. Bei den übrigen *Zygocystis*-Arten trifft dies nicht so deutlich zu mit Ausnahme möglicherweise von gewissen Syzygitenpaaren von *Zygocystis pilosa* HESSE.

Die bei *Zygocystis suecica* vorkommenden Haare, die selten so reichlich auftreten wie bei der in Fig. 80 gezeichneten Gregarine sind sehr dünn und unterscheiden sich also von denen bei *Zygocystis cometa* STEIN und *Zygocystis pilosa* HESSE. Während die an den Enden bei *Zygocystis cometa* STEIN und die auf der Körperfläche bei *Zygocystis pilosa* HESSE auftretenden Haare unzweifelhaft dem Gregarinenkörper aufsitzen, obgleich sie vielleicht nicht ohne weiteres als homologe Gebilde betrachtet werden können, sind, soweit ich sehen kann, diese Haare bei *Zygocystis suecica* wenigstens zum Teil dem Körper nur angeheftet. Im Gegensatz zu den „Haaren“ bei *Zygocystis cometa* STEIN (und vielleicht auch bei *Zygocystis legeri* HESSE) sind diese „Haare“ also wenigstens teilweise als nur angeheftete Lumbricidenspermatozoen zu deuten. Außer einer völligen Übereinstimmung der frei in der Samenflüssigkeit vorkommenden Spermatozoen mit diesen „Haaren“ könnte auch der Umstand für die Richtigkeit dieser Ansicht sprechen, daß man bisweilen Individuen antrifft, bei denen keine oder eine viel geringere Anzahl von „Haaren“

Digitized by Google

als bei der Gregarine der Fig. 80 vorkommen. Da diese Gregarine somit von nur wenigen oder gar keinen Haaren bedeckt ist, unterscheidet sie sich also erheblich auch in dieser Hinsicht von der Art *Zygocystis pilosa* Hesse.

Die ectoplasmatische Wandung ist sehr dünn. Von Furchen oder pelliculären Streifen habe ich nichts gesehen. Sowohl die Pellicula als auch das Sarcocyt sind sehr dünn. Die Myofibrillen wurden nicht wahrgenommen und dürften äußerst klein sein, denn bei den lebenden Gregarinen sind keine Bewegungen konstatiert worden. Das Entoplasma, in welchem in Eisenalaunhämatoxylin wie Chromatin sich färbende Körnchen vorkommen, schließt Vakuolen ein, in denen die Paramylumkörner liegen. Diese sind rund oder oval und von verhältnismäßig kleinem Durchmesser.

Der Kern ist bläschenförmig und schließt den oft in mehrere Partikelchen gesprengten Nucleolus ein. Bei anderen Individuen ist der Nucleolus jedes Kernes einheitlich. Wenn der Nucleolus in mehrere geteilt ist, zeichnet sich oft einer von den Teilstücken durch seine intensivere Färbbarkeit aus. Wegen des Vorhandenseins kleiner Chromatinpartikelchen im Kern konnte das Lininnetz nicht sicher konstatiert werden. Durch diese Chromatinpartikelchen und wegen der relativ distinkten Kernwandung tritt der Kern sehr deutlich hervor.

Die Cysten (Fig. 81) sind oval und erinnern ein wenig an die der *Zygocystis cometa* Stein, obgleich die Längsachse im Verhältnis zur Breitenachse bei *Zygocystis suecica* n. sp. ein wenig länger ist, wodurch auch diese Cysten sich von denen des *Zygocystis pilosa* Hesse erheblich unterscheiden.

Die Gesamtlänge der beiden Syzygiten in der Fig. 80 ist 109,9 μ, die Breite ist 55,38 μ (der breitesten Stelle). Somit ist die Länge etwa die doppelte der Breite, was bei meinen untersuchten Individuen der Art immer zugetroffen ist, während die Syzygiten von *Zygocystis pilosa* ovoid oder beinahe sphärisch sind.

Die Länge der Cyste (Fig. 81) ist 117 μ, die Breite 89,7 μ.

28. Unsichere Funde.

Ich habe viermal in den Vesic. seminales von *Lumbricus rubellus* Hoffmstr. aus Lund eine Gregarine gefunden, die erhebliche Schwankungen der Dimensionen aufwies, was zu der Annahme einer besonderen Art führen könnte. Das längste von mir beobachtete Exemplar hatte eine Länge von 320,3 μ und eine Breite von 38,35 μ im breitesten und 9,62 μ im schmälsten Durchmesser, das kleinste

Digitized by Google

gemessene Exemplar erreichte eine Länge von 80,56 μ und eine Breite von 17,98 μ der breitesten, und 10,83 μ der schmälsten Stelle.

Die Tiere (Fig. 82) haben eine längliche Gestalt, am vorderen Ende am breitesten und stumpf endigend. Gegen das hintere Ende zu wird der Plasmaleib immer schmäler und endet stumpf oder schwach abgerundet. Als ein charakteristisches Merkmal außer der Körpergestalt tritt eine nach dem Aussehen in Ausstrichpräparaten sehr deutliche, längsgestreifte Pellicula auf. Besonders in physiologischer NaCl-Lösung erscheint die Längsstreifung sogar bei den kleinsten Individuen sehr deutlich.

Das Protoplasma ist feinkörnig und schließt außerdem Chromatinkörperchen von verschiedener Form ein. Der Kern ist ziemlich undeutlich und sehr schwer zu färben.

Ähnliche Gregarinen habe ich später auch in *Lumbr. terrestris* aus Åsum und in *Lumbr. rubellus* aus V. Sallerup, Ramlösa und Alnarp gefunden.

Vielleicht handelt es sich nur um aberrante Typen oder um Geschlechtsindividuen, deren Artidentifizierung noch nicht ganz sicher auszuführen ist. Es liegt indessen nahe, einige von diesen als *Rhynchocystis pilosa*-Individuen zu betrachten.

IX. Schematische Übersicht der Monocystideen der schwedischen Oligochaeten.

A. Tiere einzeln, nicht Syzygien bildend.
- I. Körper langgestreckt cylinderförmig, nematodenähnlich, ohne Rüssel und ohne Haargebilde.
  - a) In den Samentrichtern festsitzende, sehr große, bis zu 2 mm lange Formen . . . . . *Nematocystis magna*.
  - b) In der Samenflüssigkeit frei lebende Formen.
    1. An dem einen Ende zugespitzt. Kern in der Körpermitte, im allgemeinen mit vier Nucleoli . . . . . *Nematocystis anguillula* var. *gracilis* nov. var.
    2. An beiden Enden abgerundet. Körper dicker. Kern nahe dem einen Körperende, mit einem Nucleolus . . . . . *Nematocystis vermicularis*.
- II. Körper cylinder-, spindel- oder birnenförmig. Mit Rüssel.
  - a) Körper langgestreckt, am einen Ende mit Kern und angeschwollen . . . . . *Rhynchocystis porrecta*.
  - b) Körper langgestreckt cylinderförmig, am Hinterende zugespitzt. Mit Haaren bedeckt . . . . . *Rhynchocystis pilosa* var. B (nach HESSE).
  - c) Körper spindelförmig. Mit Haaren . . . . . *Rhynchocystis pilosa* var. *oculata* nov. var.
  - d) Körper birnenförmig mit einer rüsselartigen Verlängerung, die ebenso lang ist wie der Körper . . . . . *Rhynchocystis priformis* n. sp.

Digitized by Google

III. Körper polymorph, nicht nematodenähnlich. Kein Rüssel.

a) Körper am einen Ende mit oder ohne Höcker. Bewegung schnell. „Haargebilde“.

1. Ein Höcker am einen Ende und ein kleiner Haarbüschel am anderen Ende. Kern mit zwei bis drei Nucleolen . . . . . *Monocystis lumbrici* Henle.
2. Der Höcker tritt nicht oder äußerst undeutlich hervor. Körper sehr lang. Kern mit mehreren Nucleolen. Haarbüschel bei jungen Individuen groß . . . . . *Monocystis suecica* Berlin.
3. Körper oft unregelmäßig gekrümmt. Kern mit einem Nucleolus. Großer Haarbüschel. Ohne Höcker . . . . . *Monocystis polymorpha* n. sp.
4. Körper schlauchförmig, ziemlich dick, zwei Nucleoli, kleiner Haarbüschel . . . . . *Monocystis tubiformis* Berlin.
5. Körper klein, rund, ein Nucleolus, ein kleiner Haarsaum auf einer Stelle. Ohne Höcker . . . . . *Monocystis Carlgrenii* n. sp.
6. Körper ovoid bis rund, größer als die vorige. Haarsaum nicht konstatiert. Ohne Höcker . . . . . *Monocystis vivax* n. sp.
7. Körper schlauchförmig, sehr großer Haarsaum. Ein Nucleolus . . . . . *Monocystis Wallengrenii* n. sp.

b) Körper sichelförmig. Im allgemeinen ein Höcker auf der einen Körperseite.

1. Körper schlank. Die ectoplasmatische Wandung am einen Ende verdickt . . . . . *Monocystis Hessei* n. sp.
2. Körper schlank. Die Wandung gleichmäßig dick. Die Paramylumkörner erscheinen am öftesten in Ausstrichpräparaten. Höcker nahe dem einen Ende . . . . . *Monocystis agilis* Stein.
3. Körper sehr schlank, immer bogenförmig gekrümmt. Paramylumkörner in Ausstrichpräparaten nicht sichtbar. Höcker vom einen Ende ziemlich weit entfernt. Die Wandung gleichmäßig dick . . . . . *Monocystis arcuata* Boldt.
4. Körper ziemlich dick, auf der konkaven Seite bauchartig aufgetrieben. Paramylumkörner in Ausstrichpräparaten nicht sichtbar. Höcker nahe dem einen Ende. Die Wandung gleichmäßig dick . . . . . *Monocystis ventrosa* n. sp.
5. Körper ohne Höcker, schwach asymmetrisch. Die Wandung gleichmäßig dick. Die Körperenden ungleich dick . . . . . *Monocystis acuta* Berlin.

c) Körper ohne Höcker, bilateralsymmetrisch. Ohne Haarbüschel. Bewegung träge.

1. Körper rund bis oval . . . . . *Monocystis herculea* Bosanquet.
2. Körper langgestreckt cylinderförmig. Paramylumkörner ziemlich groß, ovoid . . . . . *Monocystis oblonga* n. sp.
3. Körper sehr langgestreckt, cylinderförmig. Paramylumkörner ziemlich klein . . . . . *Monocystis Elmassiani* Hesse.
4. Körper am einen Ende etwas breiter als am anderen.

   *) Körper am einen Ende sehr zugespitzt, am anderen Ende abgerundet . . . . . *Monocystis securiformis* n. sp.



**) Langgestreckt, dick, am breiteren Ende stumpf endigend, am dünnen Ende abgerundet. Paramylumkörner erscheinen in Ausstrichpräparaten . . . . . *Monocystis densa* n. sp.

***) Kürzerer Körper mit einem breiteren, den Kern enthaltenden Teil und einem schmäleren, den „Schwanzteil". Mit Haaren. Zahlreiche Chromatineinschlüsse . . . . . *Monocystis caudata* n. sp.

****) Körper beinahe birnenförmig mit langgestrecktem Kern . . . . . *Monocystis turbo* var. *suecica* BERLIN.

B. Tiere immer zu zweien, Syzygien bildend.

I. Die Syzygien asymmetrisch. Körperenden stumpf oder abgerundet. Nucleolus in mehrere geteilt. Die Haare sind fein . . . . . *Zygocystis suecica* n. sp.

II. Die Syzygien (beinahe) symmetrisch. Körperenden spitzer. Die wenigen Haare sind grob. Nucleolus ungeteilt . . . . . *Zygocystis cometa* STEIN.

X. Schematische Übersicht über die in verschiedenen Wirtstieren vorkommenden Gregarinen der untersuchten Lokale.

1. Lund.

I. *Lumbricus terrestris* L., MÜLLER

1. *Monocystis agilis.*
2. „ *densa.*
3. „ *herculea.*
4. „ *Elmassiani.*
5. *Nematocystis magna.*
6. „ *anguillula* var. *gracilis.*
7. „ *vermicularis.*
8. *Rhynchocystis pilosa.*
9. *Monocystis lumbrici.*

II. *Lumbricus rubellus* HOFFM.

1. *Monocystis agilis.*
2. „ *ventrosa.*
3. „ *herculea.*
4. „ sp. (s. „Unsichere Funde").
5. „ *caudata.*
6. „ *densa.*
7. „ *acuta.*
8. „ *oblonga.*
9. „ *lumbrici.*
10. *Nematocystis anguillula* var. *gracilis.*
11. *Rhynchocystis pilosa.*
12. „ *porrecta.*
13. „ *piriformis.*
14. *Monocystis Carlgrenii.*

III. *Lumbricus castaneus* SAV.

1. *Monocystis agilis.*
2. „ *ventrosa.*
3. „ *densa.*
4. „ *caudata.*
5. „ *herculea.*
6. „ *lumbrici.*



III. *Lumbricus castaneus* Sav.	7. *Nematocystis aguillula* var. *gracilis.* 8. *Rhynchocystis pilosa.* 9. „ *porrecta.*
IV. *Helodrilus caliginosus* Sav.	1. *Monocystis herculea.*
V. *Helodrilus chloroticus* Sav.	1. *Monocystis herculea.*
VI. *Helodrilus longus* Ude	1. *Monocystis caudata.* 2. „ *Wallengrenii.* 3. „ *oblonga.*
VII. *Dendroboena rubida* var. *subrubicunda* Eisen	1. *Monocystis herculea.*
VIII. *Eisenia foetida* Sav.	1. *Monocystis agilis.* 2. „ *arcuata.* 3. *Rhynchocystis piriformis.* 4. *Monocystis herculea.*

2. Knästorp.

Eiseniella tetraëdra Sav.	Keine Gregarinen.

3. Uppåkra.

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *agilis.* 3. „ *Hessei* (selten). 4. *Rhynchocystis piriformis.*
Helodrilus caliginosus Sav.	1. *Monocystis herculea.*
Helodrilus chloroticus Sav.	1. *Monocystis herculea.*
Helodrilus limicola Mehlsn.	1. *Monocystis herculea.*
Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *agilis.* 3. „ *ventrosa* (selten). 4. „ *polymorpha.* 5. *Nematocystis anguillula* var. *gracilis.* 6. *Rhynchocystis piriformis.* 7. „ *pilosa.* 8. „ *porrecta.* 9. (Außerdem *Mon.* sp., siehe „Unsichere Funde"). 10. Kleine Cysten, vermutlich von *Monocystis caudata.*
Eisenia foetida Sav.	1. *Monocystis suecica.* 2. „ *densa.*
Helodrilus chloroticus Sav.	Keine Gregarinen (aber nur 26 Exemplare untersucht).
Helodrilus caliginosus Sav.	1. *Zygocystis cometa.* 2. Einige nicht bestimmte Cysten.

5. Limhamn.

Helodrilus caliginosus Sav.	1. *Zygocystis cometa.* 2. *Monocystis securiformis.*


Digitized by Google

6. Toppeladugård.

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *ventrosa.* 3. „ *oblonga.* 4. *Rhynchocystis pilosa.*
Helodrilus caliginosus Sav.	1. *Zygocystis cometa.*
Helodrilus chloroticus Sav.	1. *Zygocystis cometa.*

7. Reften.

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *agilis.* 3. „ *Carlgrenii.* 4. „ *polymorpha.* 5. „ *oblonga.* 6. „ *Hessei.* 7. *Rhynchocystis pilosa.* 8. „ *porrecta.*
Lumbricus terrestris L., Müller	Nur Cysten in einigen im Juli 1921 gesammelten Wirtstieren.

8. Fågelsång.

Helodrilus caliginosus Sav.	Nur Cysten.

9. Ryd in Sandby.

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *agilis.* 3. „ *Carlgrenii* (selten). 4. „ *Hessei.* 5. *Rhynchocystis pilosa.* 6. „ *porrecta.* 7. *Mon.* sp. (siehe „Unsichere Funde“).
Helodrilus chloroticus Sav.	Intrablastophoriale Stadien von wahrscheinlich *Monocystis densa.*
Eiseniella tetraëdra Sav.	1. *Monocystis vivax.*

10. Veberöd.

Lumbricus terrestris L., Müller	1. *Monocystis densa.* 2. „ *agilis.* 3. „ *Carlgrenii.* 4. „ *oblonga.* 5. „ *Hessei.* 6. *Rhynchocystis piriformis.*
Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *agilis.* 3. „ *Wallengrenii.* 4. „ *Carlgrenii.* 5. „ *Hessei.* 6. *Rhynchocystis pilosa.*
Helodrilus caliginosus Sav.	1. *Monocystis Wallengrenii.* 2. *Zygocystis cometa.*

Digitized by Google

11. Åsum.

Lumbricus terrestris L., Müller	1. *Monocystis densa.*
	2. „ *agilis.*
	3. „ *suecica.*
	4. „ *oblonga.*
	5. „ sp. (s. „Unsichere Funde").
	6. *Rhynchocystis pilosa.*
Dendroboena rubida var. *subrubicunda* Eisen	Keine Gregarinen (aber nur 26 Exemplare der Wirte untersucht).
Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis agilis.*
	2. Außerdem einige kleine Cysten. Vielleicht zu wenige Wirtstiere aus diesem Lokale untersucht.

12. V. Sallerup.

Lumbricus terrestris L., Müller	1. *Monocystis densa.*
	2. „ *agilis.*
	3. „ *Carlgrenii.*
	4. *Rhynchocystis pilosa.*
Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.*
	2. „ *agilis.*
	3. „ *lumbrici.*
	4. „ *polymorpha.*
	5. „ *Carlgrenii.*
	6. „ *oblonga.*
	7. „ sp. (s. „Unsichere Funde").
	8. „ *Hessei.*
	9. *Rhynchocystis piriformis.*
	10. „ *pilosa.*
Helodrilus longus Ude.	1. *Monocystis Wallengrenii.*
Helodrilus caliginosus Sav.	1. *Monocystis Wallengrenii.*
	2. „ *densa* (nur intrablastophoriale Stadien erhalten).

13. Kågeröd.

Lumbricus terrestris L., Müller	1. *Monocystis densa.*
	2. „ *agilis.*
	3. „ *lumbrici.*
	4. „ *Carlgrenii.*
	5. „ *oblonga.*
	6. „ *Hessei.*
	7. *Rhynchocystis pilosa.*
	8. *Monocystis suecica.*

14. Ramlösa.

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.*
	2. „ *agilis.*
	3. „ *lumbrici.*
	4. „ sp. (s. „Unsichere Funde").
	5. *Rhynchocystis pilosa.*


Digitized by Google

Helodrilus caliginosus Sav.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *Wallengrenii..* 3. *Rhynchocystis porrecta.* 4. *Zygocystis cometa.*
Eisenia foetida Sav.	Keine Gregarinen angetroffen.

15. Arild.

Lumbricus terrestris L., Müller	1. *Monocystis densa.* 2. „ *agilis.* 3. *Rhynchocystis pilosa.*

16. Växjö.

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *ventrosa.* 3. „ *Carlgrenii.* 4. *Nematocystis vermicularis.* 5. *Rhynchocystis pilosa.* 6. „ *porrecta.*
Eisenia foetida Sav.	Cysten von *Monocystis ventrosa.*

17. Aneboda.

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *ventrosa.* 3. „ *tubiformis.* 4. *Rhynchocystis pilosa.* 5. „ *porrecta.* 6. *Monocystis suecica.*

18. Smedby.

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis caudata.* 2. „ *densa.* 3. „ *ventrosa.* 4. „ *acuta.* 5. „ *agilis.* 6. „ *lumbrici.* 7. *Nematocystis anguillula* var. *gracilis* (selten). 8. *Rhynchocystis pilosa* var. B. Hesse. 9. „ *porrecta.*
Helodrilus caliginosus Sav.	Keine Gregarinen.

19. Göteborg.

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis agilis.* 2. „ *ventrosa.* 3. *Rhynchocystis pilosa* var. B. Hesse. 4. Größere und kleinere Cysten.

Digitized by Google

20. Bergianska Trädgården (bei Stockholm).

Lumbricus rubellus Hoffmstr.	1. *Monocystis densa.* 2. „ *turbo* var. *suecica.* 3. „ *agilis.* 4. „ *ventrosa.* 5. „ *acuta.* 6. „ *lumbrici.* 7. „ *oblonga.* 8. *Rhynchocystis pilosa.* 9. „ *porrecta.* 10. Einige kleine Cysten.
Lumbricus castaneus Sav.	1. *Monocystis densa* (sehr allgemein). 2. „ *acuta.* 3. *Rhynchocystis pilosa.* 4. „ *porrecta.*
Eisenia foetida Sav.	1. *Monocystis densa.* 2. *Rhynchocystis porrecta.* 3. *Zygocystis suecica.*

21. Uppsala.

Lumbricus terrestris L., Müll.	*Nematocystis vermicularis.*
Lumbricus castaneus Sav.	*Monocystis tubiformis.*
Eisenia foetida Sav.	*Monocystis densa.*

Im Anschluß hieran muß ich auch hervorheben, daß ich ca. 400 Individuen von *Enchytraeus* sp. aus Lomma (bei Malmö) untersucht habe ohne eine einzige Gregarine zu finden. Auch in einigen Exemplaren von *Fridericia* sp. aus Stehag (im mittleren Schonen) habe ich keine Gregarinen gefunden. Dasselbe negative Resultat ergab die Untersuchung von *Limnodrilus* sp. und *Tubifex* sp. aus Lund. Ich habe von diesen Oligochaeten nicht die Art bestimmt wegen des vollständigen Mangels an Parasiten.

XI. Die Gruppierung der *Monocystis*-Arten.

Früher hat man, vielleicht zum großen Teil infolge der Unvollständigkeit unserer Kenntnis von den *Monocystis*-Arten, gar keine systematische Einteilung dieser Monocystideengruppe gehabt. Man hat sich damit begnügt eine Monocystisart kurz zu dieser Gattung Monocystis zu rechnen, ohne dabei die Verwandtschaft zwischen den einzelnen *Monocystis*-Arten zu berücksichtigen. Im systematisch-morphologischen Teil dieser Arbeit habe ich diese Gesichtspunkte soweit wie möglich zu berücksichtigen versucht, indem ich die nach meiner Auffassung näher verwandten Arten nebeneinander plaziert habe. Indessen habe ich keine zusammenhängende Übergänge von der ersten bis zur letzt behandelten *Monocystis*-Art erhalten, ich habe

Digitized by Google

aber gewisse Gruppen, die miteinander wahrscheinlich näher verwandt anzusehen sind, unterscheiden können. So dürfte aus dieser Untersuchung hervorgehen, daß es eine ganze Gruppe von *Monocystis*-Arten gibt, die mit *Monocystis agilis* unverkennbare Kennzeichen gemein haben. So *Monocystis ventrosa* n. sp., weiter *Monocystis acuta* n. sp., *Monocystis arcuata* BOLDT und *Monocystis Hessei* n. sp. Als am nächsten verwandt dürften *Monocystis agilis* STEIN, *Monocystis acuta* n. sp. und *Monocystis ventrosa* n. sp. betrachtet werden, und weil man bisweilen dickere *Monocystis agilis*-Formen und nicht so besonders dicke *Monocystis ventrosa*-Formen antrifft, muß man sicherlich diese beiden Arten als ziemlich nahe verwandt ansehen. Dagegen dürfte *Monocystis Hessei* n. sp. nicht mit *Monocystis agilis* STEIN so nahe verwandt sein. Ich will natürlich die Möglichkeit nicht bestreiten, daß solche „sichelförmige" Arten auf mehr als einem phylogenetischen Wege entwickelt werden können, ihre charakteristische Körperform kann aber auf phylogenetische Verwandtschaft deuten.

Eine zweite Gruppe repräsentieren die Arten, welche mit *Monocystis lumbrici* HENLE die schnelle Bewegung, die starken Myofibrillen, die zwei Arten Paramylumkörner und eventuell den „Haarbüschel" gemein haben. Es sind folgende Gregarinen: *Monocystis lumbrici* HENLE. *Monocystis suecica* n. sp., *Monocystis Wallengrenii* n. sp., *Monocystis polymorpha* n. sp., *Monocystis tubiformis* BERLIN, *Monocystis Carlgrenii* n. sp. und *Monocystis vivax* n. sp.

Dagegen habe ich die übrigen Gregarinen nur nach dem allgemeinen Habitus klassifizieren können. So sind die vier erst in dieser Arbeit behandelten: *Monocystis caudata* n. sp., *Monocystis densa* n. sp., *Monocystis turbo* HESSE var. *suecica* BERLIN und *Monocystis securiformis* n. sp. in eine Gruppe gerechnet, deren Repräsentanten einen im ausgestreckten Zustand bilateral-symmetrischen Körper haben; im übrigen ist der Plasmaleib bei den verschiedenen Arten durch keine konstante Form ausgezeichnet, weshalb ich diese Gruppe die polymorphe nennen will. Indessen hat diese Gruppe, wenigstens teilweise, keinen anderen als einen erleichternden klassifikatorischen Wert und ist vielleicht phylogenetisch auf verschiedenen Wegen entstanden.

Endlich haben wir die runden *Monocystis*-Arten, nur durch *Monocystis herculea* BOSANQUET in Schweden repräsentiert, und die *nematocystis*-ähnlichen, von *Monocystis oblonga* n. sp. und *Monocystis Elmassiani* HESSE vertreten.

Eine kurze Übersicht sollte somit das folgende Aussehen bekommen.

Digitized by Google

A. Polymorphe Gruppe.
1. *Monocystis caudata* n. sp.
2. „ *densa* n. sp.
3. „ *turbo* var. *suecica* Berlin.
4. „ *securiformis* n. sp.

B. *Monocystis agilis*-ähnliche *Monocystis*-Arten.
5. *Monocystis agilis* Stein.
6. „ *ventrosa* n. sp.
7. „ *acuta* n. sp.
8. „ *arcuata* Boldt.
9. „ *Hessei* n. sp.

C. *Monocystis lumbrici*-ähnliche oder verwandte Arten.
10. *Monocystis lumbrici* Henle.
11. „ *suecica* Berlin.
12. „ *Wallengrenii* n. sp.
13. „ *polymorpha* n. sp.
14. „ *tubiformis* Berlin.
15. „ *vivax* n. sp.
16. „ *Carlgrenii* n. sp.

D. Konstant runde oder annähernd runde Arten.
17. *Monocystis herculea* Bosanquet.

E. *Nematocystis*-ähnliche Arten.
18. *Monocystis oblonga* n. sp.
19. „ *Elmassiani* Hesse.

XII. Kritik des Gattungsnamens *Nematocystis* und Kritik der Kritik Boldt's.

Hesse (op. cit. p. 44, 45 u. 46) hat drei neue Gattungen, nämlich *Nematocystis*, *Rhynchocystis* und *Pleurocystis* aufgestellt, von denen die beiden erstgenannten in Schweden durch einige Arten repräsentiert sind. Die Gattung *Nematocystis* ist durch ihren cylindrischen, langgestreckten Körper ausgezeichnet, welcher sehr groß ist und einen „Aspect nématoïde“ hat. Weiter sind die Trophozoiten solitär und die Sporocysten biconisch, an den beiden Polen gleich und „non appendiculés“. Wenn man mit den Monocystideen eine Zeit hindurch gearbeitet hat, so gelangt man bald zu der Überzeugung, daß zwei ganz verschiedene Formen des Plasmaleibes bei den in der Samenflüssigkeit frei auftretenden nicht mit „épimerit“ versehenen Monocystideen vorkommen: es gibt nämlich sehr langgestreckte und polymorph gestaltete, runde oder sichelförmige Arten. Es scheint mir ganz natürlich die langgestreckten Arten unter gewissen Voraussetzungen als zu einer besonderen Gattung, *Nematocystis*, zu rechnen. Diese Voraussetzungen scheinen mir die zu sein, daß die Gattung einen klassifikatorischen Wert auf phylogenetischer



Grundlage haben muß. Meiner Ansicht nach kann man indessen vorläufig dies nicht unbedingt der Gattung *Nematocystis* HESSE zuerkennen. MARTIN BOLDT (op. cit. 1910 p. 62) hat versucht die Unterscheidung HESSE's der beiden Gattungen *Monocystis* und *Nematocystis* „lediglich auf Grund der Körperform (kugelig oder ovoid im einen, langestreckt cylindrisch im anderen Falle) ...“ zu kritisieren. Er sagt, daß diese Kennzeichen unzureichend sind. Und er fügt hinzu: „Müßte doch hiernach z. B. seine *Monocystis Elmassiani* mit ihrem sehr langgestreckten Körper zu *Nematocystis* gestellt werden.“ Jeder, der mit den Monocystideen arbeitet, muß diesen Sachverhalt beobachtet haben, daß HESSE eine langgestreckte *Monocystis*-Art beschrieben hat, und er muß auch, wenn er die Diagnose HESSE's über die Gattung *Nematocystis* gelesen hat, verstehen, warum es unmöglich ist, *Monocystis Elmassiani* HESSE zur Gattung *Nematocystis* zu rechnen. Denn H. hat nicht nur in der Diagnose einen „Aspect nématoïde“ als für die Gattung *Nematocystis* charakteristisch angegeben, er hat auch eine schematische Figur gezeichnet, die diesen „Aspect nématoïde“ sehr deutlich zeigt. Ich kann also nicht der Auffassung BOLDT's in diesem Punkte beistimmen; außerdem hat das oben angeführte Zitat aus der Darstellung BOLDT's von der Meinung HESSE's einen ganz unrichtigen Inhalt, denn ein „Aspect nématoïde“ gehört auch zur Körperform, und durch das Ausschließen hiervon hat BOLDT die Diagnose und damit auch die Meinung HESSE's geändert, und eine solche Abänderung der Diagnose gibt eben Raum für die fehlerhaften Möglichkeiten, auf die BOLDT seine Meinung basiert hat.

Indessen liegt in dem Zweifel BOLDT's gegen die Auffassung HESSE's doch etwas, das indessen meiner Meinung nach durch BOLDT wegen eines fehlerhaften Ausgangspunktes unrichtig hervorgehoben wurde. Laut der Diagnosen HESSE's über die Gattungen *Monocystis* und *Nematocystis* müssen unzweifelhaft sämtliche von ihm behandelten *Monocystis*-Arten als solche Arten angesehen werden, ob aber die sämtlichen *Nematocystis*-Arten richtig zu dieser Gattung (*Nematocystis*) gerechnet sind, ist eine ganz andere Frage, und ich bezweifle, daß es sich so verhält. Schon die Tatsache, daß es lange zylindrische *Monocystis*-Arten gibt, muß zu großer Vorsicht mahnen, wenn man Gregarinen von solchem Habitus in das System plazieren will. Man muß dabei beachten, ob die Gregarinen einen „Aspect nematoïde“ haben oder nicht. Sehen wir auf die *Nematocystis*-Arten in HESSE's Arbeit, so ergibt sich, daß diese, meiner Ansicht nach, deutlich zwei Gruppen, vielleicht sogar drei Gruppen angehören. Einerseits ist nämlich *Nematocystis vermicularis* HESSE nach den morphologischen

Digitized by Google

Kennzeichen in eine besondere Gruppe zu stellen. Die ectoplasmatischen Anhänge am Vorder- und am Hinterende bei dieser Art sind Gebilde, die nur dieser Art zukommen. Bei den übrigen *Nematocystis*-Arten fehlen die entsprechenden Anhänge. Ob betreffs dieser Arten vielleicht *Nematocystis magna* Schmidt eine Sonderstellung einnimmt, ist heute nicht leicht zu entscheiden. Daß aber *Nematocystis vermicularis* Hesse sicherlich nicht ohne weiteres als eine *Nematocystis*-Art anzusehen ist, dürfte schon aus dem Vorhandensein der eben erwähnten ectoplasmatischen Anhänge hervorgehen. Noch drei Umstände sprechen dafür, daß Hesse diese Art unrichtig ins System plaziert hat. Erstens ist das Vorderende gar nicht zugespitzt, sondern im Gegenteil oft ganz quer endend, bisweilen ein wenig sich verschmälernd. Einen „Aspect nematoïde“ kommt hierdurch nicht vor wie z. B. bei *Nematocystis anguillula* Hesse und *Nematocystis lumbricoides* Hesse. Zweitens wird das Tier verhältnismäßig dick. Das Verhältnis der Länge zur Breite ist kaum 10, während das entsprechende Verhältnis bei *Nematocystis lumbricoides* Hesse 25 ist, bei *Nematocystis anguillula* Hesse erreicht das entsprechende Verhältnis 50 und bei *Nematocystis magna* 100. Hieraus ergibt sich also, daß *Nematocystis vermicularis* Hesse dadurch eine Sonderstellung gegen die übrigen Arten einnimmt, daß diese Gregarine viel dicker ist als die übrigen. Drittens habe ich einige Arten gefunden, die eine ziemlich gute Reihenfolge bilden, und welche, wie im vorigen Abschnitt gesagt wurde, durch viele gemeinsame Kennzeichen eine besondere Gruppe unter den *Monocystis*-Arten bilden, nämlich die „lumbrici-ähnliche“ Gruppe der *Monocystis*-Arten, welche durch immer längere Arten schließlich sich dem Aussehen der *Nematocystis vermicularis* Hesse nähern. Die Repräsentanten dieser Gruppe sind vor allem durch die ectoplasmatischen „Haargebilde“ ausgezeichnet, ferner durch die starke Entwicklung der Myofibrillen, durch die kräftige Bewegung und durch die beiden Arten von Paramylumkörnern, größere und kleinere. Eigentümlicherweise sind sämtliche diese Eigenschaften auch für *Nematocystis vermicularis* Hesse charakteristisch. Betreffs der Paramylumkörner heißt es (Hesse op. cit. p. 157): „Les grains de Paramylon logés dans les alvéoles sont assez irréguliers comme taille et comme forme.“ Ich glaube also, daß es nicht unmöglich sein dürfte, aus diesen Erwägungen *Nematocystis vermicularis* Hesse als eine *Monocystis*-Art anzusehen, und wenn man meine Reihenfolge der erwähnten *Monocystis*-Arten betrachtet, findet man auch Übergangsarten von sogar runden Arten zum Typus der *Nematocystis vermicularis* Hesse. *Monocystis Carlgrenii* ist eine bei-

Digitized by Google

nahe ganz runde Art, *Monocystis vivax* ist etwas größer und oval, *Monocystis polymorpha* ist mehr ausgestreckt, zylinderförmig und erinnert an *Monocystis lumbrici.* Noch mehr in die Länge gezogen ist *Monocystis Wallengrenii*, und endlich gibt es zwei Arten, *Monocystis suecica* und *Monocystis tubiformis*, die betreffs der Körperform einen Übergang zwischen den früher erwähnten Arten und *Nematocystis vermicularis* HESSE vermitteln können. Damit habe ich nicht gesagt, daß diese Arten eine phylogenetisch geschlossene Reihe bilden, ich will es nur als eine Möglichkeit aussprechen, daß *Nematocystis vermicularis* HESSE dieser *Monocystis*-Gruppe angehören könnte, und daß es wenigstens sehr zweifelhaft ist, daß diese Art in die Nähe der übrigen *Nematocystis*-Arten zu stellen wäre.

Ich kann nicht der Meinung BOLDT's (op. cit. p. 62) beistimmen, daß für die *Nematocystis*-Arten eben das charakteristisch ist, daß sie an der Samenblasenwand oder an den Samentrichtern festsitzen, weil dies auch für *Monocystis Hessei* n. sp. zutrifft. Ebenso kann ich nicht mit BOLDT darin übereinstimmen, daß die große Beweglichkeit für die *Nematocystis*-Arten charakteristisch ist, denn es gibt *Monocystis*-Arten, für welche die Beweglichkeit ebenso groß und noch größer ist. BOLDT's Meinung, daß bei *Nematocystis* zwei bis drei Kontraktionswellen auf einmal den Körper entlang verlaufen, ist auch nicht genügend, denn es gibt längere *Monocystis*-Arten mit sehr schneller Bewegung z. B. *Monocystis suecica* BERLIN, für welche zwei Kontraktionswellen am häufigsten bei den längeren Individuen auf einmal beobachtet werden können. Überhaupt dürfte das Vorhandensein von ein oder zwei Kontraktionswellen auf einmal sowohl auf der Länge als auch auf der Schnelligkeit der Bewegung der Gregarine beruhen, und eine lange *Monocystis*-Art mit schneller Bewegung sollte somit als eine *Nematocystis*-Art nach der Auffassung BOLDT's aufgefaßt werden. Meine Kritik der Auffassung BOLDT's kann durch zwei praktische Beispiele exemplifiiert werden: erstens sollte danach eine frei in der Samenflüssigkeit vorkommende, langgestreckte fixierte Monocystidee nicht bestimmt werden können, weil man die Bewegung des fixierten Materials nicht beobachten kann. Dieser Fall kann zutreffen; so habe ich wenigstens nicht festsitzende *Nematocystis anguillula* var. *gracilis* nov. var. bisweilen aus Individuen fixiert ohne eine einzige Gregarine an der Samenblasenwand festsitzend gefunden und ohne die Bewegung konstatiert zu haben. Die Konsequenz von der Auffassung BOLDT's ist die, daß man in einem solchen Falle nicht weiß, ob die Gregarine eine *Monocystis*- oder eine *Nematocystis*-Art ist. Es gibt also eine erhebliche Lücke

Digitized by Google

in der von BOLDT angegebenen Diagnose der Gattung *Nematocystis*. Ein anderes noch mehr frappantes Beispiel: nach der Auffassung BOLDT's sollte eine solche der *Monocystis lumbrici* HENLE nahe stehende Art wie *Monocystis suecica* n. sp. als eine *Nematocystis*-Art aufgefaßt werden, denn der Körper ist langgestreckt, „zylindrisch, wurmförmig". Die Beweglichkeit ist „ziemlich groß". Zwei Kontraktionswellen und auch schlängelnde Bewegungen kommen vor. Zwar kommen diese Gregarinen frei in der Samenblase vor, aber es heißt in der Diagnose: „zum Teil auch frei in der Samenblase". Alles stimmt somit mit der Auffassung BOLDT's über die Gattung *Nematocystis* überein und dennoch ist *Monocystis suecica* n. sp. unzweifelhaft eine *Monocystis*-Art.

Ich glaube somit hierdurch bewiesen zu haben, daß die Auffassung BOLDT's über die Gattung *Nematocystis* ganz unrichtig ist wegen des Ausschließens von dem charakteristischen „Aspect nematoide" in der Diagnose HESSE's, was darum um so auffallender ist, weil der bloße Name *Nematocystis* das nematodenähnliche in dem Habitus, die ungleich spitzen Körperenden, hervorheben soll. Weiter ist die Diagnose BOLDT's unrichtig wegen der herangezogenen Kennzeichen, die auch für *Monocystis*-Arten zutreffen können, und welche uns nicht gestatten, eventuell fixiertes Material immer bestimmen zu können.

Gegen die Auffassung HESSE's glaube ich Wahrscheinlichkeiten dafür erwähnt zu haben, daß seine Diagnose der Gattung *Nematocystis* zwar richtig ist, daß aber seine *Nematocystis*-Arten wahrscheinlich keine einheitliche Gruppe ist, daß vielmehr alles dafür spricht, daß wenigstens *Nematocystis vermicularis* HESSE in die Nähe von gewissen *Monocystis*-Arten zu stellen wäre.

XIII. Gibt es fremde Elemente in der Lundafauna?

Als ich zuerst die Lundafauna untersucht hatte, glaubte ich, daß wahrscheinlich einige Arten hier in Lund zu finden sind, die von außen gekommen waren. Ein so alter Kulturort mit relativ lebhaften Verbindungen könnte sehr leicht dann und wann, wenn z. B. Pflanzen hierher gesandt werden, durch die Topferde, Sporocysten von in anderen Gegenden einheimischen Gregarinen bekommen.

Digitized by Google

Dieser Gedanke liegt jedenfalls sehr nahe und wird dadurch unterstützt, daß ich in dem hiesigen Botanischen Garten eine für die schwedische Fauna neue, verschleppte Ameisenart gefunden habe.

Indessen, wenn man die sämtlichen Lokalfaunen vergleicht, wird man finden, daß nur zwei Gregarinen wahrscheinlich nach Lund verschleppt sind, nämlich *Monocystis arcuata* BOLDT, die ich nur aus einigen *Eisenia foetida*-Individuen aus dem hiesigen Botanischen Garten bekommen habe, und die in *Lumbricus terrestris* L., MÜLLER vorkommende *Monocystis Elmassiani* HESSE.

Nematocystis magna SCHMIDT, die ich nur in Lund gefunden habe, ist aber, wie früher angegeben wurde, in einem großen Teil der Stadt weit verbreitet, weshalb es unsicher ist, ob diese Gregarine auch in ähnlicher Weise hierher gekommen ist. Dagegen muß *Monocystis Wallengrenii* als eine nach Lund verschleppte Art angesehen werden, was eigentlich nicht aus dem komparativ-faunistischen Studium hervorgeht. Indessen verhält es sich so, daß diese Gregarine in Lund nur in *Helodrilus longus* UDE vorkommt, und dieses Oligochät ist eine wahrscheinlich für die Fauna von Lund verschleppte Art. *Monocystis Wallengrenii* ist aber, wie es mir scheint, keine für die schwedische Fauna fremde Art, denn sie kommt in *Helodrilus caliginosus* SAV. aus Veberöd, Ramlösa und V. Sallerup vor. An dem letzten Orte könnten die *Helodrilus caliginosus*-Individuen aus *Helodrilus longus* UDE infiziert sein, denn dieses letzte Oligochät kommt auch dort, obgleich wahrscheinlich verschleppt, vor. So kann es sich nicht mit dem Auftreten von *Monocystis Wallengrenii* in *Helodrilus caliginosus* SAV. aus z. B. Veberöd verhalten, wo ich nie *Helodrilus longus* UDE gefunden habe; deshalb ist diese Gregarine als eine in der eigentlichen Fauna von Schweden auftretende Art anzusehen; da ich aber in *Helodrilus caliginosus* SAV. aus Lund *Monocystis Wallengrenii* nie, wie z. B. in Veberöd, gefunden habe, muß ich diese Gregarine als eine in die Lundafauna mit *Helodrilus longus* UDE verschleppte Art betrachten.

XIV. Sind die Monocystideen in südlichen Ländern allgemeiner als in nördlichen?

Im allgemeinen dürfte die Regel gelten, daß die Landorganismen der nördlichen Hemisphäre um so zahlreicher werden je mehr südwärts man kommt, um beim Äquator ihren Höhepunkt zu erreichen, und daraus könnte man schließen, daß diese Regel auch für einzelne Gruppen immer gilt. So hat auch BOLDT (op. cit. p. 58) gesagt:

Digitized by Google

„Überhaupt sind die Regenwürmer in den südlichen Ländern . . . . sicher von einer viel reicheren Monocystideenfauna infiziert, als in den nördlichen Gegenden.“ Ich stimme auch mit B. im allgemeinen überein, jedoch muß man diese Regel nicht als konstant annehmen. Ich möchte es so ausdrücken, daß, wenn man die Frequenz der Arten in verschiedenen Gegenden graphisch durch eine Kurve zeigte, so sollte diese Kurve auf der nördlichen Hemisphäre nordwärts zwar sinken, aber mit bisweilen ziemlich starken Schwankungen. Zwar spricht dies nicht gegen die Auffassung Boldt's, aber seine Darstellung wird in diesem Punkte durch meine Untersuchung komplettiert. Ich habe nämlich gezeigt, daß es in Lund nicht weniger als 19 Arten gibt, während Boldt für Ostpreußen nur 11 Arten konstatiert hat; ebenso habe ich z. B. aus Alnarp 12 Arten bekommen. Diese beiden Orte liegen viel nördlicher als Königsberg in Ostpreußen. Aus V. Sallerup, ein Ort, der noch zwei Meilen nördlicher liegt, habe ich nicht weniger als 11 Arten, d. h. ebenso viele wie B. in Ostpreußen gefunden hat, konstatieren können. Aus Växjö und ebenso aus Aneboda (in Småland) habe ich nur in *Lumbricus rubellus* 6 Arten erhalten, und in Smedby (auch in Småland) parasitieren nicht weniger als 9 Arten in demselben Wirte. Gothenburg weist in demselben Wirte nur 4 Arten auf; dagegen habe ich aus Stockholm nicht weniger als 10 Arten in demselben Wirte erhalten, und insgesamt habe ich aus dieser Gegend (60 Meilen nördlich von Lund) nicht weniger als 11 Arten in nur drei Wirtstier-Arten erhalten, d. h. die Gregarinenfauna ist hier relativ viel zahlreicher als in Königsberg, wo 11 Arten in 10 Lumbriciden konstatiert sind. Aus Uppsala habe ich, obgleich ich einige Hundert Lumbriciden untersuchte, dagegen nur drei Monocystideen erhalten. Somit zeigt sich die Kurve über die Artenzahl der Monocystideen als zwar sinkend aber doch sehr schwankend, wenn man von Süden nordwärts geht. Wenn auch aber Boldt größere Faunagebiete gemeint hat, so scheint jedoch seine Regel nicht ohne weiteres als gültig, denn diese Untersuchung umfaßt aus Schweden nicht weniger als 27 Arten, d. h. mehr als doppelt so viele wie die aus Ostpreußen bekannten, obgleich die schwedischen untersuchten Gegenden weit nördlicher liegen als Ostpreußen. Somit sollte eine Kurve über die Frequenz der Arten aus verschiedenen Ländern nach unserem heutigen Wissen auch sehr schwanken, obgleich sie sicherlich gegen die Pole vom Äquator im großen und ganzen sinkt. Indessen dürften auf diesem Gebiete noch viele Untersuchungen in verschiedenen Ländern unternommen werden, ehe wir hierüber sichere Schlüsse ziehen

Digitized by Google

dürfen. Nur so viel kann heute gesagt werden, daß der Gedanke Boldt's nicht unbedingt richtig ist.

XV. Sind die Monocystideen auf gewisse Wirte begrenzt?

Wenn wir auf die Verbreitung der Monocystideen in den verschiedenen Wirten sehen, bemerken wir bald, daß es eine gewisse Regelmäßigkeit in der Verbreitung der einzelnen Arten gibt. Gewisse Monocystideen kommen nur in einigen bestimmten Wirten vor, andere sind noch mehr begrenzt und finden sich nur in einem Wirte Demnach kann man die Monocystideen betreffs ihrer mehr oder weniger besckränkten Verbreitung in den Wirten in zwei gut voneinander gesonderte biologische Gruppen einteilen. So muß man zu den Arten mit in dieser Hinsicht sehr beschränkter Verbreitung *Monocystis securiformis* n. sp. (nur in *Helodrilus caliginosus* Sav. aus Limhamn), *Monocystis polymorpha* n. sp. (nur in *Lumbr. rubellus* Hoffmstr. aus V. Sallerup und Reften) und *Monocystis arcuata* Boldt (nur in *Eisenia foetida* aus Lund) rechnen. Ebenso gehört zu dieser Gruppe von den schwedischen Monocystideen: *Zygocystis suecica* n. sp. (nur in *Eisenia foetida* Sav. aus Bergianska Trädgården bei Stockholm), *Monocystis Elmassiani* Hesse (nur in *Lumb. terrestris* aus Lund) und *Monocystis vivax* (in *Eiseniella tetraëdra typica* Sav. aus Ryd). Indessen habe ich diese letztgenannte Gregarine auch in einigen Individuen von *Lumbr. rubellus* Hoffmstr. aus demselben Ort gefunden. Hierher gehört auch *Nematocystis magna* Schmidt (nur in *Lumbr. terrestris* L., Müll. aus Lund).

Zur zweiten Gruppe, die diejenigen Monocystideen umfaßt, die in einigen verschiedenen Wirten parasitieren, gehören dann alle die übrigen im systematisch-morphologischen Teil behandelten Monocystideen. Während indessen die sämtlichen zur erst behandelten Gruppe gehörigen Gregarinen mit Hinsicht auf die Verbreitung kein anderes gemeinsames Kennzeichen darbieten, als daß sie nur in einem Wirte vorkommen, zerfällt diese zweite Gruppe wieder in drei Untergruppen, die ziemlich scharf voneinander unterschieden sind. Mehr und mehr wird man nämlich davon überzeugt, wenn man mit den Monocystideen arbeitet, daß gewisse Monocystideen immer in den *Lumbricus*-Arten angetroffen werden, andere immer in den *Helodrilus*-Arten, und wenn man die in *Eisenia foetida* parasitierenden Gregarinen näher mustert, wird man im allgemeinen in diesem Wirte dieselben Gregarinenarten finden wie in den Wirten der Gattung *Lumbricus*. Somit gehören im großen und ganzen die

Digitized by Google

in *Helodrilus chloroticus* SAV., *Helodrilus caliginosus* SAV., *Helodrilus longus* UDE und *Helodrilus limicola* MCHLSN. parasitierenden Gregarinen ebenso diejenigen in *Dendroboena rubida* var. *subrubicunda* EISEN zu einer Untergruppe, die in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR., *Lumbr. terrestris* L., MÜLL., *Lumbr. castaneus* SAV. und *Eisenia foetida* SAV. vorkommenden Gregarinen zu einer zweiten Untergruppe.

Die dritte Untergruppe wird endlich durch einige wenige Gregarinen repräsentiert, die sowohl in den *Helodrilus*-Arten als auch in den *Lumbricus*-Arten parasitieren. Ein Beispiel der letzten Gruppe ist: *Monocystis densa* n. sp., die in *Lumbr. terrestris* L., MÜLL., *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR., *Lumbr. castaneus* SAV., *Eisenia foetida* SAV., *Helodrilus longus* UDE, *Helodrilus caliginosus* SAV. und *Helodrilus chloroticus* SAV. gefunden ist. Hierher gehört auch *Monocystis herculea* BOSANQUET, die in *Lumbr. terrestris* L., MÜLL., *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR., *Lumbr. castaneus* SAV., *Helodrilus caliginosus* SAV., *Helodrilus chloroticus* SAV. und *Helodrilus limicola* MCHLSN. vorkommt.

Die zu der erstgenannten Untergruppe gehörenden Monocystideen (diejenigen in den *Helodrilus*-Arten parasitierenden Gregarinen) sind verhältnismäßig in sehr geringer Anzahl vorhanden. Es sind nur folgende Arten: *Monocystis Wallengrenii* n. sp. und *Zygocystis cometa* STEIN. Die letztgenannte Art habe ich nur in *Helodrilus caliginosus* SAV. und *Helodrilus chloroticus* SAV. gefunden, und sie scheint nur in den *Helodrilus*-Arten zu parasitieren, währenddem *Monocystis Wallengrenii* ein typischer Parasit von *Helodrilus longus* UDE ist, in welchem Wirte er sehr häufig vorkommt. Außerdem trifft man diesen Parasit auch in *Helodrilus caliginosus* SAV. bisweilen ziemlich oft an und auch, obgleich sehr selten, in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. Er kann somit auch in einer *Lumbricus*-Art parasitieren.

Die zweite Untergruppe umfaßt diejenigen Gregarinen, welche nur in den *Lumbricus*-Arten parasitieren. Einige sehr typische Beispiele dieser Untergruppe gibt es: *Monocystis lumbrici* HENLE kommt nur in *Lumbr. terrestris* L., MÜLL., *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. und *Lumbr. castaneus* SAV. vor. Die gleiche Verbreitung in den Wirten haben *Rhynchocystis pilosa* CUÉNOT und *Nematocystis anguillula* HESSE var. *gracilis* nov. var. Diese drei Monocystideen habe ich nie in anderen Wirten als in den oben aufgezählten gefunden. *Monocystis agilis* STEIN kommt außer in den obengenannten Wirten auch in *Eisenia foetida* SAV. vor. Sowohl in *Lumbr. terrestris* L., MÜLL. als auch in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. und in *Eisenia foetida* SAV. habe ich folgende Monocystideen gefunden: *Rhynchocystis piriformis* n. sp. und *Monocystis suecica* n. sp. Nur in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR.

Digitized by Google

kommen *Monocystis arcuata* BOLDT und *Monocystis ventrosa* n. sp. vor. Nur in *Lumbr. terrestris* L., MÜLL. und *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. parasitieren *Nematocystis vermicularis* HESSE, *Monocystis Hessei* n. sp. und *Monocystis Carlgrenii* n. sp. Endlich gibt es zwei Arten, die auch, obgleich äußerst selten, in *Helodrilus* vorkommen können, nämlich *Monocystis oblonga* n. sp. aus *Lumbr. terrestris* L., MÜLL., *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. und *Helodrilus longus* UDE; *Monocystis caudata* n. sp. in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR., *Lumbr. castaneus* SAV. und *Helodrilus longus* UDE. *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT kommt in dieser ganzen Reihe von Wirten vor, nämlich in den drei *Lumbricus*-Arten und in *Eisenia foetida*. Gelegentlich aber auch in *Helodrilus caliginosus* (aus nur einem Ort). Die zu dieser Untergruppe gehörenden Monocystideen umfassen somit die meisten Arten dieser Gregarinengruppe.

Es kommen unter diesen solche Arten vor, die, wenn die Bedingungen hierfür gegeben sind, auch in den *Helodrilus*-Arten parasitieren können. So *Monocystis oblonga* n. sp. und *Monocystis caudata* n. sp., ebenso *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT. Auch gibt es unter den in den *Helodrilus*-Arten parasitierenden Formen ein ähnliches Beispiel in *Monocystis Wallengrenii* davon, daß solche Arten gelegentlich in *Lumbricus*-Arten auftreten können. In solchen Fällen spielen, meiner Ansicht nach, die äußeren Bedingungen, unter welchen die Wirtstiere leben, eine hervorragende Rolle für die Möglichkeiten einer Infektion in einem Wirte anderer Gattung, denn, wenn wir z. B. an *Monocystis caudata* n. sp. und *Monocystis oblonga* denken, so sind sie in Lund angetroffen, die erstgenannte Art sowohl in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR., *Lumbr. castaneus* SAV. als auch in *Helodrilus longus* UDE, die letztgenannte Gregarine in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. und *Helodrilus longus* UDE. Alle diese Wirtstiere waren demselben Kompost entnommen, wodurch die Infektionsmöglichkeiten von einem Wirte zu einem anderen sehr groß sein müssen. Ein entsprechendes Verhältnis trifft für die Verbreitungsmöglichkeit der Art *Monocystis Wallengrenii* n. sp. zu, die außer in *Helodrilus caliginosus* SAV. auch in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus demselben Orte (Veberöd) vorkommt.

Diese Tatsachen beweisen also, daß, wenn mehrere Wirtstiere auf einem räumlich beschränkten Ort vorkommen, können Gregarinen in anderen Wirten als die gewöhnlichen gelegentlich zur Entwicklung kommen. Dies scheint indessen nur für gewisse Monocystideen einzutreffen. Andere sind sehr konservativ in ihrem Vorkommen. So habe ich in demselben Kompost in Lund sämtliche *Lumbricus*-Arten sowie

Digitized by Google

Helodrilus longus UDE, *Helodrilus chloroticus* SAV. und *Eisenia foetida* SAV. gefunden, und obgleich ich mehrere Hundert von diesen Wirten untersucht habe, habe ich z. B. *Monocystis ventrosa* n. sp. nur in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. und *Lumbr. castaneus* SAV. gefunden, und *Monocystis acuta* nur in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. Obgleich die Verbreitungsmöglichkeiten bei diesen Gregarinen, wenn man nur die äußeren Verhältnisse berücksichtigt, die besten sind, haben diese Monocystideen also betreffs der Wirte eine sehr beschränkte Verbreitung. Vielleicht gibt es also auch in der Organisation der Wirtstiere noch nicht fixierbare Faktoren, die die Verbreitung der Monocystideen beschränken können.

Indessen darf man die Bedeutung der äußeren Verhältnisse nicht unberücksichtigt lassen. Oben wurden einige Beispiele hierfür angegeben. Ich habe noch ein sehr instruktives Beispiel dafür, daß, wenn z. B. *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. in gewöhnlicher Ackererde vorkommt, die in diesem Wirte vorkommenden Gregarinen in andere Wirte gelangen können. So habe ich in einigen Individuen von *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus Smedby *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT sehr oft gefunden; aber auch in den Individuen von *Lumbr. terrestris* L., MÜLL. von demselben Orte kam diese Gregarine vor. Es ist zu bemerken, daß *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT von mir in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. in folgenden Gegenden angetroffen wurde: Smedby, Växjö, Aneboda, Alnarp, Berg. Trädgården, Reften, Ryd (in Sandby) und Lund. Ich muß also diese Gregarine in Schweden als einen typischen Repräsentanten der in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. vorkommenden Gregarinenfauna ansehen, und dies stimmt auch mit den Beobachtungen HESSE's überein (HESSE op. cit. p. 142): „Chez *Lumbr. castaneus* SAV. et surtout chez *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. *Rhynchocystis porrecta* est beaucoup plus fréquent.“ Ich habe zwar auch diese Gregarine in *Lumbr. castaneus* SAV. aus Berg. Trädgården und auch in *Eisenia foetida* SAV. aus Berg. Trädgården und Lund gefunden, muß aber diese Gregarine wegen des allgemeinen Vorkommens in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. in Schweden als einen typischen parasitischen Bewohner dieses Wirtes ansehen. Nur wenn *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. in Kompost mit *Lumbr. castaneus* SAV. und mit *Eisenia foetida* SAV. zusammenlebt, werden diese letzteren Wirte infiziert, wie dies in Lund und Bergianska Trädgården geschehen ist; und wenn *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. in Ackererde mit *Lumbr. terrestris* L., MÜLL. zusammen vorkommt, wie dies in Smedby der Fall war, bekommt man dann und wann bei der Untersuchung einige *Lumbr. terrestris*-Indi-

Digitized by Google

viduen, die mit *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT infiziert sind. **Somit kann man hieraus den Schluß ziehen, daß diese Gregarine von einem Wirte in einen anderen gelangen kann und sich in diesem neuen Wirte weiter entwickelt, wenn die äußeren Bedingungen einer Infektion dafür günstig sind.** In Ostpreußen hat auch BOLDT (op. cit. p. 61) *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT in *Lumbr. terrestris* L., MÜLL. „vereinzelt auftretend“ gefunden, dagegen hat er diese Gregarine nicht in den beiden anderen *Lumbricus*-Arten gefunden. Dies beweist, was hier oben angeführt wurde, daß *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT auch in *Lumbr. terrestris* L., MÜLL. vorkommen kann, wenn nur, wie gesagt wurde, die äußeren Verhältnisse dies gestatten. Noch einen Beweis hierfür gibt es: in *Helodrilus caliginosus* SAV. aus Ramlösa habe ich auch diese Gregarine gefunden. **Somit geht hieraus hervor, daß *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT unzweifelhaft durch eine Art Expansion in ihrer Verbreitung in den Wirten charakterisiert wird, eine Expansion, die nur darin besteht, daß diese Art in jedem Wirte zur Entwicklung gelangen kann.** Die Bedeutung einer solchen Verbreitungsmöglichkeit in den Wirten ist für das tiergeographische Studium ohne weiteres verständlich Solche Gregarinenspezies haben hierdurch eine Möglichkeit zur größeren geographischen Verbreitung, denn sie werden z. B. in einem Kompost von *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. zu *Lumbr. castaneus* SAV. und zu *Eisenia foetida* SAV. übertragen; die beiden letzteren Lumbriciden kommen hauptsächlich in Komposten vor. Die spärlichen Fälle, in denen man *Lumbr. castaneus* SAV. in Gartenerde antrifft, kann man ganz übersehen. Somit werden auf diese Weise nur die in den Komposten vorkommenden Lumbriciden infiziert. Indessen wandert *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. auch in die Gartenerde ein, kommt hier oft sehr reichlich vor, sogar auf Äckern habe ich sie in gewissen Gegenden gefunden. Sie infiziert dann *Lumbr. terrestris* L., MÜLL. auf beiden Stellen und kann sogar auch *Helodrilus caliginosus*, einen typischen Ackerbewohner, infizieren. Auf diese Weise entsteht auch dafür eine Möglichkeit, daß die Lumbriciden der Acker- und Gartenerde infiziert werden können.

Indessen scheint die Verbreitungsmöglichkeit nicht

Digitized by Google

bei allen Gregarinen so groß zu sein. Wie oben hervorgehoben wurde, gibt es Arten, die in ihrer Verbreitung sehr konservativ sind und welche immer in nur bestimmten Wirten vorkommen. Aus den angeführten Beispielen will ich nur *Monocystis lumbrici* Henle erwähnen, welche nur in den drei *Lumbricus*-Arten vorkommt, und *Monocystis agilis* Stein, welche in diesen Wirten und auch in *Eisenia foetida* Sav. auftritt. Es ist zu bemerken, daß in demselben Komposte, wo ich diese Gregarinen in den aufgezählten Wirten parasitierend gefunden habe, auch *Helodrilus longus* Ude reichlich und *Helodrilus chloroticus* Sav. spärlicher vorkommen. Diese letzten Wirte sind aber nie mit den obengenannten Gregarinen infiziert, auch habe ich nie, weder in den aus Acker- noch in den aus Gartenerde entnommenen *Helodrilus*-Arten, diese Gregarinen gefunden, obgleich aus eben denselben Orten und aus demselben Kubikdezimeter Erde *Lumbricus terrestris*-Individuen oft gefunden wurden, die mit diesen Gregarinen infiziert waren. Diese beiden Gregarinen, *Monocystis agilis* Stein und *Monocystis lumbrici* Henle, scheinen also keine so großen Verbreitungsmöglichkeiten zu haben wie z. B. *Rhynchocystis porrecta* Schmidt. Jedoch kann die geographische Verbreitung bei diesen Arten dadurch erleichtert werden, daß der eine Wirt, *Lumbr. terrestris* L., Müll., an allen Orten vorkommt, nämlich sowohl in eigentlichen Komposten als auch unter verwesenden Blättern, ebenso in Garten- und Ackererde. Dagegen scheinen die Verbreitungsmöglichkeiten bei z. B. *Monocystis ventrosa* n. sp. noch mehr beschränkt zu sein, denn *Lumbr. castaneus* Sav. kommt nur in Komposten (seltener in Gartenerde), *Eisenia foetida* Sav. nur in Komposten und *Lumbr. rubellus* hauptsächlich in Komposten, bisweilen aber in Acker- und Gartenerde vor. In der Acker- und Gartenerde aber dürfte diese Art keine besonders große Verbreitung haben, und da die Gregarine nicht in *Lumbr. terrestris* L., Müll. parasitiert, dürften ihre Verbreitungsmöglichkeiten nicht so groß sein, wie z. B. diejenigen der *Monocystis agilis* Stein oder *Monocystis lumbrici* Henle.

Es gibt also Arten, die nur in einer Wirtsspezies parasitieren, und andere, die in mehreren vorkommen. Ich wollte, da dies aus tiergeographischem Gesichtspunkt sehr wichtig ist, diese beiden biologisch

Digitized by Google

verschiedenen Typen auseinanderhalten und schlage daher vor, die erstgenannten als monobiotisch, die letztgenannten als polybiotisch zu bezeichnen. Somit ergibt sich folgende Einteilung:

1. Monobiotische Arten (mit sehr beschränkten Verbreitungsmöglichkeiten) ... *Monocystis arcuata* BOLDT (in Schweden). *Zygocystis suecica* n. sp. und andere.
2. Polybiotische Arten.
   - A. Mit unbeschränkter Verbreitung. *Monocystis densa* n. sp., *Monocystis herculea* BOSANQUET.
   - B. Mit beschränkter Verbreitung.
     - a) Nur in *Lumbricus* (und *Eisenia*) vorkommende Arten. Beispiele: *Monocystis agilis* STEIN und *Monocystis lumbrici* HENLE.
     - b) Nur in *Helodrilus* vorkommende Arten: *Zygocystis cometa* STEIN und *Monocystis Wallengrenii* n. sp.

Eine Übergangsform von der B- zur A-Gruppe sollte dann vielleicht *Rhynchocystis porrecta* SCHMIDT sein. Solche Arten wie diese letzte dürften also, wenn nicht neue Faktoren eingreifen, Möglichkeiten einer größeren Verbreitung in kommenden Zeiten haben.

XVI. Weisen die einzelnen Arten verschiedener Gegenden eine verschiedene Individuenfrequenz auf?

Wenn man die Wirtstiere von verschiedenen Orten untersucht, bemerkt man bald, daß die Individuenfrequenz verschiedener Parasitenarten in den Wirten von verschiedenen Lokalitäten sehr wechseln kann. Ich will nur einige Beispiele hierfür erwähnen: *Monocystis oblonga* n. sp. ist eine in Lund ziemlich seltene Art, dagegen kommt sie in Reften viel häufiger vor. Während man oft mehr als hundert Individuen von *Lumbricus rubellus* HOFFMSTR. aus Lund untersuchen muß, ehe man einige *Monocystis oblonga* erhält, bekommt man aus Reften diese Art in beinahe jedem untersuchten Wirte. In ähnlicher Weise verhält es sich mit *Monocystis Hessei* n. sp., die in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus Uppåkra sehr selten ist, dagegen in derselben Wirtstierart aus Ryd (in Sandby) und in *Lumbr. terrestris* L., MÜLL. und *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus Veberöd äußerst allgemein ist. Aus dem erstgenannten Orte habe ich nur drei Exemplare erhalten, aus den beiden letztgenannten Orten dagegen mehrere hundert.

In dieser Weise verhält es sich mit den meisten Arten. Sie wechseln mehr oder weniger in der Individuenanzahl nach den Lokalitäten. *Monocystis Carlgrenii* ist z. B. in Lund sehr selten, in V. Sallerup ziemlich allgemein und in Veberöd ist sie so allgemein, daß es nicht ungewöhnlich ist, bis zu hundert Exemplare in einem Wirte zu finden.

Es ist ohne weiteres verständlich, daß dieses Ver-

Digitized by Google

halten von sehr großer Bedeutung für meine Untersuchung gewesen ist, denn durch die verschiedene Individuenfrequenz einer Art aus verschiedenen Lokalitäten habe ich manchmal mehr Vergleichsmaterial erhalten können als wenn ich nur an einem Orte untersucht hätte. Hierdurch habe ich auch die Cysten einiger Arten, so diejenigen von *Monocystis Carlgrenii* n. sp., *Monocystis oblonga* n. sp., *Monocystis agilis* Stein und andere bestimmen können.

XVII. Lokale Faunatypen.

Es ist ohne weiteres verständlich, da eine Art, wie eben erwähnt wurde, an zwei Orten oft in sehr verschiedener Individuenfrequenz auftritt, daß schon hierdurch gewisse Unterschiede in den lokalen Faunatypen hervortreten werden. Aber es bestehen auch weitere Unterschiede zwischen den verschiedenen Faunatypen. Hesse (op. cit. p. 218) erwähnt einige Beispiele davon, daß in verschiedenen Landschaften von Frankreich die Oligochätenparasiten in verschiedener Weise auftreten können. Während z. B. *Monocystis lumbrici* Henle nicht (von Brasil 1905) in *Lumbricus herculeus* in der Normandie gefunden ist, ist diese Monocystidee dagegen in Lorraine, Franchcomté, Dauphiné und Provence sehr zahlreich. Dies ist eigentlich nicht verwunderlich, wenn man an viele Beispiele anderer Tiergruppen denkt, die in ähnlicher Weise in verschiedenen Landschaften repräsentiert sind, ebenso wie jedes Land unzweifelhaft seine eigene bestimmte, von der der Nachbarländer etwas abweichende Fauna hat. Die von Hesse erwähnten Resultate sind indessen in gewisser Hinsicht interessant. Ich will aber als Ausgangspunkt der kommenden zusammenfassenden Schilderung ein anderes, viel merkwürdigeres und in ungeheurem Grade frappantes Beispiel der oft eigentümlichen Verbreitung dieser Parasiten erwähnen. In Lund habe ich, obgleich ich 5 Jahre hindurch die Monocystideen der Lumbriciden dieser Stadt untersuchte, aus den in den östlichen Teilen der Stadt gelegenen Gärten nur äußerst selten *Nematocystis magna* Schmidt gefunden, dagegen habe ich diese Spezies in den Gärten der westlichen Teile der Stadt sehr oft gefunden. Diese Art tritt somit in den Wirten aus ca. 1 km voneinander gelegenen Lokalitäten in ungeheuer verschiedener Frequenz auf, und schon daraus kann man verstehen, daß es lokale Faunatypen geben muß, die in nicht weit voneinander gelegenen Gegenden bisweilen ziemlich

Digitized by Google

große Unterschiede darbieten können. Ich habe daher meine Arbeit so eingerichtet, daß ich zwar Material von verschiedenen Landschaften untersucht habe, daneben aber auch voneinander ziemlich nahegelegenen Gegenden, um eventuell zu finden, was ich erwartete: lokale Faunatypen.

Aus Åsum habe ich z. B. nur fünf sichere Arten in drei Wirtstierarten bekommen, aus Veberöd (ca. eine Meile entfernt von Åsum) habe ich dagegen in drei Wirtstieren neun Gregarinenarten erhalten. *Monocystis Carlgrenii* n. sp., *Monocystis Hessei* n. sp., *Monocystis Wallengrenii* n. sp., *Rhynchocystis piriformis* n. sp. und *Zygocystis cometa* Stein kommen in der Veberöd-Fauna vor, aber nicht in der Åsum-Fauna. Für beide Faunen gemeinsam sind *Monocystis densa* n. sp., *Monocystis agilis* Stein, *Monocystis oblonga* n. sp. und *Rhynchocystis pilosa* Cuénot. Aber auch die Verbreitung in den verschiedenen Wirten ist verschieden. *Rhynchocystis pilosa* Cuénot in *Lumbr. terrestris* L., Müller aus Åsum wird durch *Rhynchocystis piriformis* n. sp. in demselben Wirte aus Veberöd ersetzt, dagegen kommt die erstgenannte Gregarine in *Lumbr. rubellus* aus Veberöd vor.

In Reften, ein Ort ca. $1^1/_2$ Meile von Veberöd entfernt, enthält *Lumbr. rubellus* Hoffmstr. nicht *Monocystis Wallengrenii*, die in Veberöd vorkommt, aber ist durch das Vorkommen von *Monocystis polymorpha* n. sp., *Monocystis oblonga* n. sp., *Monocystis Hessei* n. sp. und *Rhynchocystis porrecta* gekennzeichnet, welche Gregarinen nicht in derselben Wirtstierart aus Veberöd vorkommen. Für beide Stellen gemeinsam sind *Monocystis densa* n. sp., *Monocystis agilis* Stein, *Monocystis Carlgrenii* n. sp. und *Rhynchocystis pilosa* Cuénot in *Lumbr. rubellus* Hoffmstr.

Vergleicht man wieder die Reften-Fauna mit derjenigen aus Ryd (in kaum 2 km Entfernung von Reften). findet man zwar eine ziemlich gute Übereinstimmung, aber es gibt Verschiedenheiten. So habe ich *Monocystis polymorpha* in Reften oft gefunden, aber nicht in Ryd (in Sandby), und *Monocystis Carlgrenii* n. sp. ist in Ryd selten, dagegen in Reften allgemein. Für beide Lokalitäten gemeinsame Arten in *Lumbr. rubellus* Hoffmstr. sind folgende: *Monocystis agilis* Stein, *Monocystis densa* n. sp., *Monocystis Carlgrenii* n. sp., *Monocystis Hessei* n. sp., *Rhynchocystis pilosa* Cuénot und *Rhynchocystis porrecta* Schmidt. Somit bestehen zwischen diesen Lokalfaunen zwar Differenzen, aber keine so markante wie z. B. zwischen Veberöd und Reften, was auch zu erwarten ist, wenn wir die Abstände der Lokalitäten voneinander berücksichtigen.

Aus V. Sallerup habe ich elf Arten erhalten, von denen zehn

Digitized by Google

in *Lumbr. rubellus* Hoffmstr., vier in *Lumbr. terrestris* L., Müll., eine in *Helodrilus longus* Ude und zwei in *Helodrilus caliginosus* Sav. parasitieren. In dieser Fauna kommt *Monocystis lumbrici* Henle vor, die nicht in den vorigen Faunen auftritt. Außerdem zeigt dieser Faunentypus sowohl mit der Reften- als auch mit der Veberöd-Fauna gewisse Übereinstimmungen (siehe die schematische Übersicht).

Dagegen habe ich in Ramlösa nur fünf Arten in *Lumbr. rubellus* Hoffmstr. gefunden. Von diesen Arten ist *Monocystis lumbrici* zu erwähnen, die auch in der vorigen Fauna auftritt, aber nicht in den früher behandelten. Dagegen kommen in diesem Ort in *Helodrilus caliginosus* Sav. vier Arten vor, was ziemlich erstaunlich ist, denn *Helodrilus caliginosus* Sav. hat sonst nur eine oder zwei Arten als Parasiten.

Sehr interessant ist es auch, daß in der Fauna aus Toppeladugård nur fünf Arten auftreten, in Uppåkra (1 km südlich von Lund) auch fünf Arten. Diese beiden Lokalitäten liegen in 2 Meilen Entfernung voneinander und haben nur *Monocystis densa* n. sp. gemein, die übrigen vier Arten sind in den beiden Faunen verschieden (siehe die tabellarische Übersicht).

In Alnarp haben wir dagegen eine reichere Fauna mit 12 Arten, von denen die meisten in *Lumbr. rubellus* Hoffmstr, auftreten, und in Lund endlich die reichste Fauna mit 19 Arten (siehe die tabellarische Übersicht!).

Es bestehen somit unzweifelhaft Verschiedenheiten zwischen Faunentypen aus sehr nahe beieinander gelegenen Gegenden, Verschiedenheiten, die oft schon bemerkbar sind, wenn die Orte in nur 1 km Entfernung liegen, und sogar oft sehr groß werden zwischen Faunentypen aus Orten in nur zwei Meilen Entfernung. Diese an sich sehr interessanten Tatsachen gewinnen besonders deshalb an Bedeutung, weil man also sehr vorsichtig sein muß, wenn man die geographische Verbreitung der einzelnen Arten zu beurteilen versucht.

XVIII. Die Entwicklung der Monocystideen.

1. *Monocystis caudata* n. sp.

Die erste Entwicklung dieser Art geht intrablastophorial vor sich, was schon durch die Tatsache erwiesen ist, daß *Monocystis caudata* im entwickelten Zustande auf der Oberfläche mit Haaren bedeckt ist. Auf Fig. 83 sind zwei Blastophoren mit zwei kleinen

Digitized by Google

Individuen von *Monocystis caudata* gezeichnet. Der „Schwanzabschnitt" ist noch nicht entwickelt. Daß diese Gregarinen nichtsdestoweniger *Monocystis caudata* angehören, ist sicher, da ich Übergangsstadien gefunden habe. Von dem Kern ist wegen der Reichlichkeit der Chromatinbildung im Entoplasma nichts zu sehen. Das kleinste intrablastophorial beobachtete Exemplar erreichte eine Länge von 4,29 μ, eine Breite von 2,86 μ.

Eine ähnliche intrablastophoriale Entwicklung wurde früher für *Monocystis agilis*, *Rhynchocystis pilosa* und *Stomatophora coronata* beobachtet. (Vgl. HESSE Fig. 107—111, Fig. 132, 133, 135 u. 149.)

Die jungen *Monocystis caudata* wachsen in der Länge aus. Dabei wird das eine Ende breiter, abgerundet, das andere spitz. Die Spermatocyten sind auch verändert und umgeben die Gregarine wie ein feines „Haarkleid". Auch in diesem Stadium ist das Entoplasma mit Chromatin dicht gefüllt. Der Kern tritt nicht deutlich hervor. Die kleinsten mit einem „Haarkleid" bekleideten Gregarinen hatten folgende Größendimensionen:

	Länge:	Breite:
1)	19,24 μ	10,66 μ
2)	17,03 μ	13,9 μ
3)	13 μ	9,1 μ

Die Fig. 84 stellt ein solches Stadium dar. Das eine Ende ist jetzt abgerundet, während das andere den Anfang eines sich entwickelnden Schwanzteiles zeigt. Das Haarkleid tritt besonders deutlich hervor.

Die Gregarine wächst dann weiter, besonders in die Länge. So zeigt uns Fig. 85 ein etwas älteres Individuum, dessen Länge 71,5 μ und Breite (auf der breitesten Stelle) 26 μ ist. Das Verhältnis zwischen Längs- und Breiteachse liegt jetzt nahe 3, während es bei den kleineren Individuen (Fig. 84) im allgemeinen zwischen 1 und 2 liegt. Die Längsachse ist also relativ länger geworden. Gleichzeitig hiermit ändert das Tier seine allgemeine Körperform. Das vordere rundliche Ende entwickelt sich jetzt immer mehr. Anstatt der rundlichen Kontur bekommt es eine in eine kleine Spitze ausgezogene Partie (Fig. 85). Ebenso wird der caudale Abschnitt immer deutlicher abgesetzt: Der „Schwanzanhang" ist jetzt ausgebildet. Nachdem die Gregarine hauptsächlich in der Länge gewachsen ist, tritt dann eine Periode ein, wo das Dickenwachstum vorwiegt. Fig. 86 stellt dieses Stadium im Anfang dar. Die Länge des Tieres ist jetzt 72,15 μ, die Breite 33,41 μ. Das Verhältnis der Länge zu der Breite liegt jetzt näher 2. Das Vorderende hat eine

Digitized by Google

kleine Wölbung abgesetzt. Der caudale Teil ist, wie auch das ganze Tier, breiter geworden. Während er im vorigen Fall an dem äußersten Ende eine Breite von 2,86 μ hat, ist die entsprechende Zahl der Gregarine der Fig. 86 4,68 μ. Die vordere Wölbung verschwindet dann. Die Gregarine nimmt die auf Fig. 1 angegebene Form an, wo die vordere Kontur keine „Wölbung" mehr zeigt. Von dieser ist nur noch eine hervorragende Partie, die durch die gebrochene Konturlinie hervortritt, zu beobachten. Dann wird das Vorderende immer mehr abgerundet. Der Körper wird größer (Fig. 2 u. 3).

Die Tiere encystieren sich dann, wobei sich zwei Tiere zusammenlegen (Fig. 87). Die meisten früheren Verfasser haben wegen der vielen verschiedenen Cystentypen gar nicht die Entwicklung einer einzelnen Spezies verfolgen können, die man fast immer auf einmal in den Samenblasen einer Lumbricide findet. So schreibt z. B. Louis Brasil (Brasil 1905, p. 78): „Malheureusement, ainsi que je l'ai dit plus haut, il ne m'a pas été possible de faire de déterminations au cours de la maturation des cystes et, à mon grand regret, je me vois forcé de laisser anonymes les trois types de multiplication nucléaire que j'ai pu cependant suivre . . ." Auch ist es Hoffmann (Hoffm. 1908) nicht gelungen die Cysten verschiedenen Spezies zuzuschreiben. Auf der p. 139 u. 140 heißt es nämlich: „Hinderlich bei meinen Untersuchungen war mir stets die Unmöglichkeit, die späteren Entwicklungsstadien systematisch unterscheiden zu können, was auch Brasil nicht gelang." Mit den „späteren Entwicklungsstadien" meint Hoffmann sicherlich die encystierten Gregarinen, da er die Cysten nicht habe unterscheiden können. Er schreibt auch weiter unten: „allein für die Unterscheidung der Cysten haben seine (Cuénot's) Untersuchungen keine Anhaltspunkte gegeben. Ich habe mich auch daher selbst bemüht zur Förderung dieser Frage Beiträge zu liefern. Doch sind meine Ergebnisse noch zu unsicher, als daß ich jetzt schon darüber berichten könnte."

Laut der Untersuchungen Hesse's gibt es 7 Arten von Monocystideen in *Lumbricus terrestris* L., Müller aus Frankreich, während M. Boldt 5 Arten in demselben Wirtstier aus Ostpreußen gefunden hat. Die Untersuchungen Brasil's und Hoffmann's sind also an mehreren Arten ausgeführt, ohne daß die Einzelheiten der verschiedenen Spezies für sich allein bekannt wurden. In dieser Arbeit habe ich die Entwicklung jeder Art für sich untersucht.

Daß Fig. 87 der Art *Monocystis caudata* angehört, ist unzweifelhaft, da die encystierten Tiere die für die Art bezeichnende reichliche Chromatinmenge haben, und da man außerdem den Caudalteil

Digitized by Google

des einen Tieres sehen kann. Das andere Tier hat diesen Teil eingebogen, wodurch er kaum bemerkbar ist. Es scheint immer so zu sein, daß die Tiere sich in der Weise encystieren, daß das eine den Caudalteil eine Zeit beibehält, während das andere Tier diesen Teil einzieht. Dann treten bald Veränderungen ein. Das mit dem noch sichtbaren Schwanzanhang ausgerüstete Tier zieht sich mehr und mehr zusammen. Der Caudalteil wird immer unansehnlicher (Fig. 88). Die andere Gregarine läßt in diesem Stadium den Schwanzanhang nicht mehr beobachten. Anstatt dessen liegt nun an seiner Stelle bloß ein kaum hervorragender spitziger Höcker. Dann werden (Fig. 89) die beiden Tiere in der Cyste fast gleich abgerundet. Wahrscheinlich haben die inneren Veränderungen schon in diesem Stadium, das nach dem Leben gezeichnet ist, angefangen. Jedenfalls beobachtet man auf dieser Stufe der Entwicklung bisweilen nach einiger Zeit ein Auflösen des Cysteninhalts in kleinere Partien, die sich voneinander durch hellere und dunklere schwach markierte Streifen abgrenzen. Später treten noch andere Veränderungen ein. So zeigt uns Fig. 90 kleine Erhebungen der Oberfläche der beiden Syzygiten. Diese Erhebungen sind die ersten Anlagen der Gameten. Bei einer näheren Betrachtung bemerkt man eine Verschiedenheit in dem Aussehen der Gameten. Auf der mit „l“ bezeichneten Hemisphäre scheinen die Gameten ringsum angelegt zu werden mit Ausnahme auf der gegen die andere Syzygite gewandten Seite. Außerdem sind sie nicht so groß wie die der Syzygite „r“, wo sie gegen die Mitte der Cyste besonders hervortretend sind. Auf dem mehr polwärts (gegen „r“) gehenden Teil der Syzygite sind sie noch sehr unbedeutend und als kleine Höcker hervortretend, hier und da mit einem hyalinen zentralen Teil. Gegen das Zentrum der Cyste werden sie also auf der Syzygite „r“ immer größer, auf der Syzygite „l“ sind sie ungefähr gleich groß. Auf „r“ haben sie oft eine konische Gestalt. Auf „l“ sind sie mehr abgerundet.

Diese schon in diesem Stadium ausgeprägte Differenz zwischen den Gameten beider Syzygiten tritt deutlicher hervor, je älter die Cyste wird. So ist sie auf der Cyste Fig. 91 sehr markiert. Diese Cyste war 20 Stunden in der feuchten Kammer aufbewahrt. Als sie eingelegt wurde, konnte man die Anfangsstadien der Gametenentwicklung kaum sehen. Nach 20 Stunden nach dem Anfang der Entwicklung der Gameten ist ein Teil von diesen völlig ausgebildet, und man beobachtet leicht den Unterschied in dem Aussehen der Gameten der beiden Syzygiten. Auf der Syzygite „a“ sind sie alle fast gleich ausgebildet. Sie sind hier etwas in die Länge gestreckt,

Digitized by Google

sind also bisymmetrisch und liegen nur auf der Hemisphäre der eigenen Syzygite. Auf der Hemisphäre „b“ dagegen sind sie auf dem nach dem Buchstaben „b“ gehenden Teil klein und nur als geringe, kugelförmige Gebilde zu erkennen. Gegen die andere Syzygite zu wachsen sie allmählich und übertreffen die Gameten dieser Syzygite an Größe. Die größten der runden Gameten der Syzygite „b“ erreichten 6,28 μ im Diameter, die Gameten der Syzygite „a“ hatten eine Länge von 5,41 μ und eine Breite von 4,33 μ.

Wie aus diesen Verhältnissen hervorgeht, besteht also eine heterosexuelle Entwicklung der beiden Syzygiten der Cysten, und man ist folglich dazu berechtigt, auf eine anisogame Befruchtung bei dieser Art zu schließen. L. Brasil (1905) und R. Hoffmann (1908) haben auch eine heterosexuelle Entwicklung und eine anisogame Befruchtung bei einigen Monocystideen gefunden. Sie haben aber nur die Monocystideen des *Lumbr. terrestris* L., Müller untersucht. Vorläufig ist die Entwicklung der Gregarinen in *Lumbr. rubellus*, Hoffmann, gar nicht untersucht. L. Brasil und Hoffmann haben, wie oben gesagt wurde, auch nicht die einzelnen Arten des *Lumbr. terrestris* L., Müller in den Cystenstadien unterscheiden können.

2. *Monocystis ventrosa* n. sp.

Das kleinste beobachtete freie Individuum erreichte eine Länge von 85,8 μ, eine Breite von 22,1 μ (Fig. 92). Die Form des Kernes wiederholt die des Körpers. Der Kern ist nämlich an dem einen Ende etwas abgerundet, an dem anderen zugespitzt. Die Länge des Kernes ist 17,68 μ, die Breite 13,52 μ. Die Größendimensionen des Nucleolus sind: Länge 7,8 μ, Breite 6,5 μ. Die erste Entwicklung geht intrablastophorial vor sich, was auch dadurch zu erkennen ist, daß man bisweilen unter den erwachsenen Formen solche findet, die mit einem Haarkleid versehen sind (Fig. 20).

Die Gregarinen wachsen dann in die Länge und werden auch besonders in dem Teil, wo der Kern liegt, breiter (Fig. 93). Der Kern hat eine ovale Form. Die Tiere wachsen immer mehr und bekommen eine mehr rundliche und dicke Form (Fig. 94 u. 95). Von diesem Stadium an habe ich zwei Typen unterscheiden können, der eine mit einem in zwei Richtungen ausgezogenen Kern (Fig. 94), der andere mit einem rundlichen oder ovalen Kern (Fig. 95). Man findet auch Übergänge zwischen beiden. Diese Übergänge sind aber meiner Meinung nach als Zwischenstadium in der Entwicklung von dem runden zum länglichen Typus des Kernes aufzufassen. Es ist möglich, daß die langgestreckte Kernform schon früher auftritt. Ich

Digitized by Google

habe nicht genügend Material in den frühen Entwicklungsstadien gehabt, um dies entscheiden zu können. Dies ist jedoch nicht von so großer Bedeutung. Die Hauptsache ist, daß man bei der Gregarine zwei Formen unterscheiden kann, die in den extremsten Fällen erheblich voneinander abweichen. So zeigen die Fig. 96 u. 97 zwei solche Gregarinen, deren Kerne in oben dargestellter Weise Differenzen aufweisen. Die allgemeine Körperform ist bisweilen auch bei diesen Gregarinen verschieden. So haben die mit einem runden Kerne ausgestatteten Tiere (Fig. 95) oft nicht so zugespitzte Vorder- und Hinterenden wie die mit langgestreckten Kernen (Fig. 94). Außerdem ist der hintere Teil (Fig. 95 oben) oft dicker bei Formen mit rundem Kern, als bei solchen mit langgestreckten Kerntypen (Fig. 94). Der Körper ist bei diesen letzteren am häufigsten verhältnismäßig dicker, wodurch die bauchartige Wölbung, die mich veranlaßt hat der Gregarine den Namen *Monocystis ventrosa* zu geben, besonders deutlich hervortritt. Durch diese erhebliche Dicke des Körpers treten bei diesem Typus die Vorder- und Hinterteile als mehr markiert abgesetzte Teile auf.

Es gilt also zu erklären zu suchen, ob man hier nur variante Formen einer und derselben Art vor sich hat, ob die Kerne vielleicht solche Veränderungen, wie sie KUSCHAKEWITSCH (1907) bei den Gregarinen der Larve des *Tenebrio molitor* als degenerativ und regenerativ beschrieben hat, unterworfen sind, oder ob sie in irgendeiner anderen Weise zu erklären sind.

Einen guten Anhaltspunkt für die Entscheidung dieser Frage erhält man, wenn man die vorsichtig gemachten Ausstrichpräparate untersucht. Diese werden in der Weise zubereitet, daß, wenn es sich um eine kleinere Wirtstierart oder ein kleines Individuum handelt, die Samenblasenregion freigelegt wird; dann macht man mit der Schere einen breiten Schnitt in die Samenblasen und läßt den Inhalt ausfließen, ohne auf die Blase zu drücken. Man kann die Samenblasenregion schräg gegen den Objektträger halten, wenn man den Schnitt macht. Für größere Individuen löst man in üblicher Weise mit der Schere die Samenblasen einzeln ab und läßt den Inhalt langsam und vorsichtig ausfließen, ohne auf die Blase zu drücken, im Gegensatz zu der üblichen raschen Ausstrichmethode. In diesen Präparaten erhält man immer breite Streifen der fixierten Blastophoren, in denen die Gregarinen hier und da liegen. Diese Streifen schließen Blastophoren und Gregarinen ein, die aus derselben Samenblase stammen. Wenn die Präparate vorsichtig zubereitet sind, bemerkt man dann sehr oft, daß die erwachsenen, encystierungs-

Digitized by Google

fähigen Gregarinen zu zweien nahe beieinander liegen. Die Fig. 94 u. 95 stellen ein solches Paar dar, die Fig. 96 u. 97 noch ein anderes Paar. Der Abstand zwischen den Tieren ist etwas abgekürzt. Man bekommt den Eindruck, daß die Tiere auf dem Objektträger ausgestrichen und eben einige Zeit vor der Encystierung fixiert seien. Man kann dann ganz natürlich auch zwei Individuen mit z. B. runden Kernen antreffen, besonders wenn die Ausstriche nicht so gut gelungen sind, und die Blastophoren und Gregarinen in größerer Zahl auf einer Stelle angesammelt sind. Man darf jedoch ohne weiteres keinen Schluß aus einer bloßen Beobachtung eines solchen Präparates ziehen. Im Zusammenhang aber mit dem Umstand, daß diese zwei verschiedenen Typen von Gregarinen auch immer die Cysten bilden, hat es den Anschein, als ob man dazu berechtigt wäre bei der Art *Monocystis ventrosa* zwei verschiedene Geschlechtsformen anzunehmen. Ich habe in meinen Präparaten auch ein Paar Individuen, die in Encystierung begriffen sind (Fig. 98). Der Unterschied der Kerne tritt nicht so deutlich hervor. Dies beruht, so weit ich sehen kann, darauf, daß die Achsen der Kerne, was bisweilen zutrifft, beim Fixieren eine geänderte Stellung einnehmen. Jedoch ist der Kern bei der einen Gregarine mehr langgestreckt, bei der anderen rundlicher. Auch tritt eine dunklere Farbe in dem einen Tiere auf. Diese Farbe rührt von zwei Ursachen her. Teils ist das Chromatin bei solchen dunkleren Tieren etwas reichlicher im Plasma vorhanden, teils sind die Paramylumkörner des dunkleren Tieres kleiner. Die Fig. 99 stellt einen Teil eines Schnittes durch zwei encystierte Individuen dar, deren Kerne noch in Auflösung begriffen waren. In diesem Falle besteht ein erheblicher Unterschied zwischen der Größe der Paramylumkörner der beiden Tiere. Auch ist die Chromatinanhäufung in dem Tiere mit kleineren Paramylumkörnern größer.

Daß es ein Geschlechtsdimorphismus zwischen den encystierenden Individuen gibt, beweist auch Fig. 100, wo sich eine größere mit einem langgestreckt-ovalen Kern und eine etwas kleinere Gregarine mit rundlich-ovalem Kern encystiert haben. Daß diese Gregarinen derselben Art angehören, beweist der Umstand, daß die Kerne denen der nicht encystierten Tiere dieser Art gleichen und zu keiner anderen Art gehören können. Ich habe auch solche Cysten in nur solchen Präparaten gefunden, wo auch nicht-encystierte Individuen von *Monocystis ventrosa* auftraten.

Die in Encystierung begriffenen Gregarinen umgeben sich mit einer Hülle (Fig. 101). Man beobachtet bei solchen jungen Cysten

Digitized by Google

auch den Unterschied zwischen den beiden Gregarinen. Die eine hat die Form einer Halbkugel. Von den beiden auslaufenden Enden des Tieres ist nichts mehr zu beobachten. Sie sind fast vollständig eingezogen. Die andere Gregarine dagegen hat den Teil mit dem „Höcker", d. h. das Vorderende, nicht ganz eingezogen. Eben das Vorhandensein dieses „Höckers" ist auch ein Beweis, daß diese ovalen Cysten dieser Form und Größe der Art *Monocystis ventrosa* angehören. In dem Anfangsstadium der Cyste liegen die Tiere also so, daß das eine wie eine Halbkugel sich abgerundet hat, das andere wie ein Deckel dem vorigen anliegt. Die Grenze zwischen beiden ist bei diesen jungen Cysten und auch bei etwas älteren, sogar wenn die Gametenbildung vor sich geht, nicht ganz gerade, sondern verläuft in der Weise, daß die Begrenzung des kleineren Tieres, der „Halbkugel", gegen das andere konvex ist. Bei älteren Cysten streckt sich diese Grenze oft aus, die Begrenzungslinie wird einer geraden immer ähnlicher.

Aus allen diesen Verhältnissen geht also hervor, daß es bei dieser Art einen Geschlechtsdimorphismus gibt. Dies wurde, soweit ich sehen kann, früher nicht für die Monocystideen nachgewiesen. Allem Anschein nach gibt es auch bei *Monocystis caudata* einen solchen Geschlechtsdimorphismus. Die Fig. 87 u. 88 deuten jedenfalls dies an, soweit es einen äußeren Unterschied betrifft. Ich habe leider nicht genügend Material von *Monocystis caudata* gehabt, um vor der Encystierung einen Geschlechtsdimorphismus zu konstatieren; außerdem haben die Tiere verhältnismäßig viel Chromatin im Entoplasma, was eine solche Feststellung erschwert.

Cuénot (1901) hat eine gewisse Verschiedenheit zwischen den encystierten Gregarinen nach dem Auftreten der ersten Kernteilungen gefunden. Auf p. 72 schreibt er: „Des les premiers stades (apparition de la sphère et formation du fuseau), il y a presque toujours l'un des associés qui est légèrement en avance sur l'autre." Den Unterschied zwischen den Individuen schon bei der Encystierung oder vor dieser Zeit hat aber Cuénot gar nicht gesehen. Jedoch zeigen seine Figuren (p. 71) einen solchen Unterschied zwischen den Individuen der Cyste, der sehr an die Verhältnisse von *Monocystis ventrosa* erinnert. Ebensowenig haben Brasil (1905) und Hesse (1909) einen solchen Geschlechtsdimorphismus gefunden. Brasil hat indessen seine Untersuchungen nur darauf konzentriert, eine heterosexuelle Entwicklung innerhalb der Cysten nachzuweisen. Hesse (1909) hat die Entwicklung bei *Stomatophora coronata* Hesse unter-

Digitized by Google

sucht und hat auch bei dieser Art eine heterosexuelle Entwicklung innerhalb der Cysten gefunden. Auf p. 171 heißt es nämlich: „Il semble y avoir ici une légère différenciation sexuelle entre les conjoints; dans l'un, on observe en effet, au moment de la multiplication nucléaire conduisant à la formation des gamètes, des fuseaux assez courts, fortement renflés à l'équateur; dans l'autre les fuseaux sont au contraire plus allongés et plus grêles. Les mitoses ne sont pas synchroniques ..." Ebenso hat also Hesse nur die ungleichen Veränderungen während der Entwicklung innerhalb der Cysten beobachtet und hat seine Aufmerksamkeit gar nicht darauf eingerichtet, ob man auch vor der Encystierung ungleich gestaltete Individuen vor sich hat. Seine Fig. 79 deutet jedoch auf gewisse Verschiedenheiten hin. So ist der Kern des einen Individuums oval, der des anderen am einen Ende zugespitzt. Nur in einem Falle (Hesse, op. cit. p. 201) gibt es „... une différence de forme qui peut être considéré comme une différenciation sexuelle." Es handelt sich um die Art *Zygocystis Légeri*. Doch gibt es keine Verschiedenheiten im Baue des Entoplasmas, was bei den Syzygiten von *Monocystis Cognettii* der Fall ist (op. cit. p. 120).

Es ist also klar, daß bei *Monocystis ventrosa* ein Geschlechtsdimorphismus schon vor der Encystierung vorkommt. Man ist auch dazu berechtigt, auf einen solchen bei anderen Monocystideen zu schließen. Man stellt dann die Frage auf, welches von den Tieren das Weibchen und welches das Männchen darstellt. Die Antwort kann nur gegeben werden, wenn man die weitere Entwicklung untersucht hat. Ich erwähne hier nur, daß ich das kleinere Individuum mit rundlichem Kern („M" in der Fig. 100) als Männchen, das größere, mit „W" bezeichnete, als Weibchen betrachte. Der Beweis hierfür wird unten geliefert.

Bald nach oder sogar vor der Encystierung fangen die Kernveränderungen an, die zur Bildung der Gameten führen. Fig. 102 stellt eine erwachsene Gregarine dar, die ihren Vorder- und Hinterteil schon einzuziehen angefangen hat. Der Kern ist außer dem Nucleolus auch mit kleinen Chromatinkörperchen versehen. Die Kernteilungen scheinen damit anzufangen, daß der ursprüngliche Nucleolus sich eben in kleinere Teilstücke auflöst. Dies ist sehr deutlich auf Fig. 100 zu sehen, wo diese Teilstücke sehr markiert und stark färbbar hervortreten. Beim Weibchen sind sie fast ebenso groß wie der Nucleolus selbst und man rechnet, den Nucleolus mit einbezogen, vier Chromatinkugeln. Beim Männchen dagegen ist der Nucleolus eben im Begriff, sich in zwei zu teilen. Außerdem liegt dort nur

Digitized by Google

ein kleines Chromatinpünktchen. Das Weibchen scheint also schon in diesem Stadium in der Entwicklung vorauszueilen. Die nächsten Veränderungen sind auf Fig. 103 zu sehen, die einem Schnitt eines erwachsenen Einzelindividuums entnommen ist. Der Nucleolus ist indessen hier erheblich größer als die anderen Chromatinkugeln. In seiner unmittelbaren Umgebung ist er von einer helleren Zone umgeben, die von zwei dunkleren Strahlen, wahrscheinlich aus dem Nucleolus entstammenden Chromatin, durchsetzt wird. Ähnliche ausstrahlende Chromatinpartikelchen sind auch bei der einen kleineren Chromatinkugel, die auch von einer helleren Zone umgeben ist. Von den drei übrigen Chromatinkugeln liegen zwei in der unmittelbaren Nähe der Kernwand. Die sehr interessante Tatsache, daß es bei diesen erwachsenen Tieren eine Kernplasmaverbindung gibt, tritt hier besonders deutlich hervor. Von diesen beiden Chromatinkugeln aus entstrahlen nämlich ins Plasma hinaus lange, in Eisenalaun-Hämatoxylin dunkelblau gefärbte Bälkchen, die sehr an die Strahlen vom Nucleolus erinnern. Im Entoplasma werden sie immer schmäler und hören dann ganz auf. In ihnen liegen sehr kleine dunklere Körnchen von Chromatin. Bei der Cyste Fig. 100 treten ähnliche Bildungen auf, die indessen nicht so leicht zu sehen sind, weil diese Figur einem Ausstrichpräparat entstammt. Es scheint also, als ob vom Kern in das Plasma hinaus ein Material entsendet würde, das teils eine etwas dunklere Farbe hat als das Plasma und in langen Streifen vom Kern hinausstrahlt, teils die gewöhnliche Farbe des Chromatins hat. Zwei ungleich gefärbte und folglich ungleich konstituierte Substanzen treten also aus dem Kern in das Plasma hinaus. Es verhält sich demnach so, daß die erste Kernauflösung bei dieser Art damit anfängt, daß der Nucleolus in kleinere Kugeln oder kleinere Nucleoli zerfällt, die dann mit dem Protoplasma des Tieres in Kommunikation tritt. Dieses Zerfallen des Nucleolus in kleinere Teilstücke stimmt mit den Beobachtungen Brasil's über diese Kernveränderungen bei den Monocystideen des *Lumbr. terrestris* (Brasil 1905 p. 78, Fig. 7, 9, 10) überein.

Die weiteren Veränderungen der Cyste scheinen denjenigen bei *Urospora lagidis* ähnlich zu sein, (Brasil 1905, Fig. 17). Ich habe nämlich ganz ähnliche Teilungsfiguren beobachten können (Fig. 104 u. 105), die auf eine indirekte Kernteilung deuten. Auf Fig. 105 hat sich das Chromatin eben in zwei Kugeln zusammengeballt.

Wenn das Chromatin auf diese Weise durch indirekte Teilung in die Peripherie gerückt ist, erscheinen bald auf der Oberfläche der Syzygiten die ersten Anlagen der Gameten. Dabei wird oft der

Digitized by Google

Inhalt der Syzygiten durch kleine Einschnürungen in unregelmäßige Partien eingeteilt, die auf der Oberfläche, besonders an den Seiten (Fig. 106), als tiefere oder seichtere Einschnitte erkenntlich sind. Die Bläschen werden immer deutlicher markiert (Fig. 107), und man kann bald zwei Arten von ihnen unterscheiden (Fig. 108), die in ihrem allgemeinen Aussehen denen bei *Monocystis caudata* gleichen. In der Syzygite „M" sind sie mehr rundlich, fast kugelähnlich, in der Syzygite „W" dagegen langgestreckt. In „M" berühren sie mit ihrer Basis nur eine kleine Fläche der Syzygite. In „W" ist diese Verbindungsfläche, wenn man diesen Ausdruck brauchen darf, viel breiter. Es liegt also auch bei dieser Art bezüglich der Entwicklung der Gameten eine heterosexuelle Entwicklung vor. Auch im Innern der beiden Syzygiten bemerkt man immer in früheren Stadien der Chromatinauflösung eine heterosexuelle Entwicklung. Es liegt dann die Frage nahe, welche von den beiden Syzygiten das Männchen und welche das Weibchen darstellen soll. Dies läßt sich nicht ohne weiteres beantworten. Eine aktive Bewegung der einen Art der Gameten habe ich nämlich nicht beobachtet. Ich glaube jedoch, daß ich hinreichende Ursachen habe, die mit „M" bezeichnete Syzygite als das Männchen zu betrachten und die mit „W" angegebene als das Weibchen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird die Produktion der Gameten der Syzygite „M" erheblich größer als bei der Syzygite „W". Es kommen endlich zwei oder drei Reihen von rundlichen Gameten der Syzygite „M" in der Hemisphäre „M" zu liegen. Diese Gameten wandern dann in die Hemisphäre „W" über. Da sie aber bei diesem Eindringen in Ketten zusammenzuhängen scheinen, ist es am wahrscheinlichsten, daß es eine passive Bewegung ist, durch die Überproduktion von Gameten der Syzygite „M" hervorgerufen. Es ist jedenfalls sehr schwierig zu entscheiden, ob es eine aktive oder passive Bewegung ist. Da jedoch eine Bewegung vorliegt, halte ich diese Gameten für die männlichen.

Die Befruchtung ist anisogam. Auf Fig. 109 sind zwei ungleiche Gameten gezeichnet, die sich eben aneinander angeheftet haben. Im nächsten Stadium verschmelzen zuerst die Plasmakörper (Fig. 110). Dann fangen die Kerne an gegen die Mitte der Gameten zu rücken (Fig. 111 a). Dabei folgen sie indessen dem einen Rand des Gameten und verschmelzen also nicht im eigentlichen Zentrum. Ein Zentrum oder eine exakte Mitte der Gameten ist auch jetzt fast unmöglich zu bezeichnen, da die Gameten jetzt bisymmetrisch erscheinen (Fig. 111 a u. b). Längs der Basalwand, wenn wir diese Bezeichnung anwenden dürfen, rücken die Gametenkerne einander immer

Digitized by Google

mehr entgegen (Fig. 111 b). Am entgegengesetzten Pol wird die Copula wie eine Pyramide ausgezogen. In diesem Stadium der Kernwanderung werden die Kerne von einem mehr oder weniger deutlichen, hellen Hof umgeben, der besonders deutlich auf Fig. 111 a hervortritt. Wenn die Kerne dann immer näher aneinanderrücken, wird der zugespitzte Pol wieder abgerundet (Fig. 112 a, b u. c). In Fig. 112 c sind die Kerne ganz aneinandergerückt, haben jedoch nicht angefangen zu verschmelzen. Die eigentliche Befruchtung ist auf Fig. 113 a u. b dargestellt, wo die Kerne eben im Begriffe sind zusammenzufließen.

Der Geschlechtskern gewinnt dann an Färbbarkeit (Fig. 114 u. 115). Die Zygote hat anfangs eine runde Bläschenform. Dann wird sie in zwei Richtungen ausgezogen, die den Seiten der pyramidenähnlichen Zygote der Fig. 111 entsprechen. Auf Fig. 113 b ist eben dieses Herausziehen der Gamete gleich anfangs gezeichnet. Dann nimmt die Zygote eine ovale Form an wie auf Fig. 114 a, wo der Kern etwas exzentrisch liegt. Dann fängt die Zygote an, sich an beiden Enden zuzuspitzen (Fig. 114 b u. c) und nimmt allmählich annähernd die Form der Sporocyste an. Die Fig. 115 stellt zwei Zygoten dar, die das variierende Aussehen dieser nach der Befruchtung zeigen. Der helle, den Kern umgebende Hof ist besonders in Fig. 115 a entwickelt.

Bei der Umwandlung der Zygote in eine Sporocyste tritt zuerst ein körniges Plasma auf wie auf Fig. 114. Das Plasma erscheint von farblosen hyalinen Teilen durchsetzt. Dann sammelt sich das dunkler gefärbte Plasma in der Mitte rings um den Kern. Ein hyaliner Teil, der die Sporocystenhülle liefert, wächst dann aus und erscheint in den ersten Entwicklungsstufen als kleine, bei der Fixierung unregelmäßige bläschenförmige Auftreibungen an den Enden der Sporocyste. Auf Fig. 116 sind die beiden entgegengesetzten Enden einer soeben ausgebildeten Sporocyste vom Schnitte getroffen.

Wenn die Sporocystenhülle entwickelt ist, hat die Sporocyste die gewöhnliche Form der Sporocysten der Lumbricidenmonocystideen (Fig. 117). Durch eine dreimalige Kernteilung werden die acht Sporozoitenkerne gebildet. Dabei treten an die gewöhnlichen Teilungsspindeln erinnernde Figuren auf mit kleinen „Centrosphären“ (Fig. 118). Das Plasma weist eine schwach ausgeprägte Wabenstruktur auf (Fig. 117). Um jeden Kern liegt in diesem Vier-Stadium ein heller Hof, der außen durch einen etwas dunkleren Plasmaring umgeben ist. Fig. 118 zeigt den Übergang von diesem Stadium in das Stadium der acht Kerne. Nach der Teilung scheinen die Kerne

Digitized by Google

sich zu verdichten", ähnlich wie PROWAZEK (1902) es bei *Monocystis agilis* und *Nematocystis magna* beschrieben hat. Auch in diesem Acht-Stadium sind die Kerne von einem helleren Hof umgeben, der durch ein etwas verdicktes Plasma begrenzt wird. Das Plasma scheint sich also wenigstens bei dieser Art schon im Stadium der vier Kerne um jeden Kern anzusammeln. Bei der folgenden Mitose ist nichts mehr hiervon zu sehen (Fig. 118). Die Teilungsspindeln verschwinden nach der Teilung (Fig. 119 u. 120), der helle Hof tritt rings um jeden Kern auf und das Plasma gruppiert sich wieder um die Kerne herum.

Die Sporocysten treten in verschiedenen Größen auf, ähnlich wie HESSE es für *Nematocystis magna* SCHMIDT und *Monocystis herculea* BOSANQUET gefunden hat (HESSE 1909). Die größten wahrgenommenen Sporocysten waren 24,96 μ lang, 10,14 μ breit, die kleinsten 16,9 μ lang und 7,88 μ breit.

XXIX. Das Gesetz des präcystalen Geschlechtsdimorphismus, ein früher nicht bekanntes Entwicklungsgesetz.

Für einige Polycystideen hat man eine typische anisogame Befruchtung konstatiert. Ein klassisches Beispiel hierfür liefert uns *Stylorhynchus oblongatus* HAMM., welche von LÉGER (1904 p. 318 u. 319) untersucht worden ist. Für diese Gregarine sind keine sekundären Geschlechtscharaktere bei der Encystierung konstatiert worden (op. cit. p. 313). LÉGER et DUBOSCQ (1903 p. 338 u. 339) haben zwei Formen einer Polycystidee in demselben Wirte gefunden. Da aber die Entwicklung nicht näher untersucht ist, können, wie die Verfasser bemerken, hierüber viele Hypothesen aufgestellt werden. Die Verfasser halten es nicht für unmöglich, daß ein Geschlechtsdimorphismus sich hier vorfindet, obgleich sie auch die Möglichkeiten erwägen, daß zwei Arten sich in demselben Wirte vorfinden können, oder daß die kleineren runden Stenophoriden nur Jugendstadien sind. SCHELLACK (1907 p. 326—332) hat bei *Echinomera hispida* A. SCHN. eine anisogame Befruchtung beschrieben und hat auch (op. cit. p. 310) bei den Sporonten „die äußere Form betreffende Unterschiede" konstatiert, „zwischen denen kontinuierliche Übergänge kaum aufzufinden sind, die auch nicht durch Veränderungen der Gestalt auseinander hervorgehen . . .". Und er fügt hinzu: „Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß diese Unterschiede sexueller Natur sind." Sichere Beweise hierfür fehlen indessen noch. Es gibt noch einige Polycystideen, für welche die anisogame Befruchtung, vor allem durch

Digitized by Google

die Untersuchungen von Léger et Duboscq, klargelegt worden ist. In ihrem Werke „Etudes sur la sexualité chez les Grégarines" (Léger et Duboscq 1909) wird die geschlechtliche anisogame Entwicklung einer Menge Polycystideen behandelt.

Die meisten Monocystideen haben keine so deutlich hervortretende anisogame Entwicklung der Gameten wie z. B. *Stylorhynchus oblongatus* Hamm. Infolge dieser bisweilen ziemlich undeutlichen Anisogamie bei den Gameten der Monocystideen dürften die fehlerhaften Deutungen vieler Forscher von den geschlechtlichen Verhältnissen der Monocystideen zustande gekommen sein. So glaubt Cuénot (1901, p. 590), daß bei *Monocystis* (er hat die Cysten nicht bestimmt) eine isogame Befruchtung stattfindet. Er schreibt (op. cit. p. 637): „Pas plus que Siedlecki, je n'ai pu décider si les sporoblastes qui se fusionnent proviennent forcément de deux Grégarines différentes, mais je considère la chose comme très vraisemblable." Es ist indessen sehr frappant, daß seine Fig. 22 Pl. XIX beweist, daß die beiden kopulierenden Gameten ungleich groß sind. Seine Fig. 20 Pl. XIX zeigt eine noch deutlichere Anisogamie der Gameten der beiden Syzygiten in einer Cyste. Cecconi (1902) und S. Prowazek (1902) glauben auch eine isogame Befruchtung gefunden zu haben. Prowazek (op. cit. p. 302) beschreibt die „Verschmelzung zweier Sporoblasten als Isogameten". Seine Fig. 11, 12 a u. 13 zeigen aber eine Anisogamie. Schon Brasil (1905) hat diese fehlerhaften Beschreibungen von Cuénot und Prowazek bemerkt. Die Auffassung Lühe's, daß bei den Monocystideen eine „Isomicrogamie vorkommt (Lühe 1902) rührt sicherlich von einem zu kleinen Untersuchungsmaterial her. Brasil (1905 b p. 91) hat bei *Monocystis* eine anisogame Befruchtung konstatiert und hat früher 1905 a) für *Urospora lagidis* de Saint-Joseph und *Gonospora varia* Léger eine sehr deutliche Anisogamie beschrieben. Hoffmann (1909) hat bei einer Gregarine eine sehr distinkte Anisogamie, bei einer zweiten Gregarine dagegen eine (jedoch etwas unsichere Isogamie gefunden; dagegen beschreibt Mulsov (1911) die Befruchtung bei *Monocystis rostrata* als isogam. Bei *Monocystis Cognettii* (Hesse, op. cit. p. 120) ist das Entoplasma der Syzygiten verschieden, bei den adjungierten *Zygocystis Légeri* (Hesse, op. cit. p. 201) gibt es keine Verschiedenheiten im Baue des Entoplasmas, dagegen gibt es „... une différence de forme qui peut être considérée comme une différenciation sexuelle." Der sexuelle Dimorphismus bei *Monocystis Cognettii* scheint vorzukommen, ist aber nicht mit Sicherheit konstatiert worden.

Olga Tolosani (op. cit. 1916 p. 221, Taf. IX—X Fig. 14—17)

Digitized by Google

hat eine deutliche Anisogamie der Gameten von *Monocystis Michaelseni* Hesse gefunden. Sie hat auch (op. cit. p. 219) den Syzygiten betreffende Unterschiede in Färbung des Entoplasmas und des Kernes innerhalb der Cyste dieser Gregarine bemerkt; sie hat aber nichts von den Paramylumkörnern erwähnt. Die Gregarinen innerhalb der Cyste zeigten diese Verschiedenheit nur beim Färben in Toluidinblau und die Verfasserin fügt hinzu: „ma tale diversa cromaticità non si manifesta colorando con ematossilina ferrica ed eosina.“ Ohne die Richtigkeit dieser Beobachtungen bestreiten zu wollen, möchte ich hinzufügen, daß man beim Vergleich der Resultate der Färbung unter Anwendung von verschiedenen Farbflüssigkeiten sehr vorsichtig sein muß, denn junge und alte Cysten einer und derselben Art färben sich, wie ich gefunden habe, in derselben Farbflüssigkeit verschieden. Die Verfasserin diskutiert nicht die Frage über die Deutung der ungleichen Farbe der Syzygiten innerhalb der Cyste und hat nichts von den präcystalen Verschiedenheiten erwähnt. Bei *Monocystis caudata* n. sp. und *Monocystis ventrosa* n. sp. habe ich eine anisogame Entwicklung der Gameten beschrieben. Ich stimme mit Doflein (Lehrbuch der Protozoenkunde 1916 p. 974) darin überein: „Allerdings haben sich immer mehr Formen als anisogam herausgestellt, und es kann bezweifelt werden, ob überhaupt isogame Formen vorkommen.“ Diese sicherlich weit verbreitete Anisogamie der Monocystideen hat mich veranlaßt, die beiden Syzygiten weiter rückwärts in der Entwicklung zu verfolgen, und ich habe dabei einen präcystalen Geschlechtsdimorphismus bei *Monocystis ventrosa* n. sp. gefunden. Auch bei *Monocystis caudata* scheint ein solcher nach dem Aussehen der ganz jungen Cysten vorzukommen. Die Cysten dieser Art färben sich indessen immer sehr intensiv, was eine solche Unterscheidung erschwert. Bei *Monocystis ventrosa* n. sp. bestehen die Differenzen in Verschiedenheiten im Baue des Kernes, in der Färbbarkeit, in den chromatischen Granulationen und in der Größe der Paramylumkörner. *Monocystis agilis* Stein zeigt auch einen präcystalen Geschlechtsdimorphismus, welcher später in einem anderen Werke behandelt werden wird.

Aus diesen Beobachtungen habe ich geschlossen, daß die bei *Monocystis securiformis* n. sp. vorkommenden sowohl präcystalen als auch cystalen Verschiedenheiten, indem der eine Syzygit ein dunkelgefärbtes Entoplasma mit kleinen Vakuolen und kleinen Paramylumkörnern, der andere Syzygit dagegen ein gelbliches, helleres Entoplasma mit größeren Paramylumkörnern hat, auch als geschlechtliche Differenzen aufgefaßt werden müssen. Sehr charakteristisch ist, daß diese Gre-

Digitized by Google

garine schon präcystal diese Differenzen aufweist, und daß auch das gelbliche Entoplasma bei gewissen freien Gregarinen, wie auch in dem einen Syzygiten, vorkommt. *Monocystis densa* n. sp. zeigt eine verschiedene Farbe der beiden Syzygiten in jungen Cysten, was auch für *Monocystis vivax* n. sp. und *Monocystis polymorpha* n. sp. charakteristisch ist. Bei den jungen Cysten von *Monocystis lumbrici* Henle und *Rhynchocystis pilosa* aus V. Sallerup habe ich auch Differenzen der Farbe infolge ungleich großer Paramylumkörner gefunden, und bei *Monocystis Carlgrenii* n. sp. habe ich eine infolge zusammengeballten Paramylumkörner hellere Farbe des einen Tieres gefunden. Außerdem wurden ungleiche Mengen von Chromatinkörnern in dem Entoplasma der beiden Syzygiten gefunden.

Somit dürfte ein präcystaler Geschlechtsdimorphismus bei den Monocystideen sehr häufig vorkommen, denn in den Fällen, wo ich nur junge Cysten mit ungleichen Syzygiten gefunden habe, muß ein Geschlechtsdimorphismus schon vor der Encystierung stattfinden. Die Paramylumkörner können sich nämlich nicht schnell verändern.

Daß die Verschiedenheiten der Syzygiten nicht als individuelle Ungleichheiten von sonst gleichwertigen Individuen zu deuten sind, beweist das gesetzmäßige Vorkommen dieser Verschiedenheiten der beiden Syzygiten.

Zusammenfassung.

1. Ich habe versucht eine so vollständige Kenntnis wie möglich von der Monocystideenfauna in den Vesic. seminales der schwedischen Oligochäten zu erlangen und habe dabei 27 sichere Arten und eine unsichere Art gefunden.

2. Von diesen sind früher in einem anderen Werke drei neue Arten behandelt, von den übrigen 24 Arten sind 13 nicht früher beschriebene Arten, und zwei sind als neue Varietäten aufgestellt worden. Die in diesem Werke neu beschriebenen Arten sind folgende: *Monocystis caudata, M. densa, M. securiformis, M. acuta, M. ventrosa, M. Hessei, M. Wallengrenii, M. polymorpha, M. vivax, M. Carlgrenii, M. oblonga, Rhynchocystis piriformis* und *Zygocystis suecica.* Die neuen Varietäten sind *Nematocystis anguillula* var. *gracilis* und *Rhynchocystis pilosa* var. *oculata.*

3. Die gefundenen Monocystideen lassen sich auf vier Gattungen: *Monocystis, Nematocystis, Rhynchocystis* und *Zygocystis* verteilen.

4. Ich bin bei dieser Arbeit von dem Gesichtspunkt ausgegangen, daß so viele Lokalfaunen wie möglich untersucht werden müssen und habe daher Material aus 22 Gegenden geholt. Mit Hinsicht


Digitized by Google

auf die relativ geringen Verbreitungsmöglichkeiten dieser Parasiten sind die Orte teilweise so gewählt, daß sie nicht weit von Lund entfernt sind.

5. Um außerdem eine so vollständige Kenntnis wie möglich von diesen Parasiten zu bekommen, habe ich so viele Wirtstiere wie möglich aus jedem Orte gesammelt. In Gesamtheit dürften somit ca. 6400 Wirtstiere untersucht worden sein, von denen ca. 3000 aus Lund genommen wurden. Hieraus dürfte hervorgehen, daß die behandelten Arten ein gutes Bild der schwedischen Monocystideenfauna liefern müssen.

6. Es ist von besonderem Interesse, daß die Art *Monocystis agilis* Stein, laut der alten Auffassung, sich als keine einheitliche Art erwiesen hat, weshalb sie in *Monocystis agilis* und *Monocystis ventrosa* n. sp. geteilt wurde.

7. Eine schlankere, nicht so gebogene Form wie die Hauptart von *Monocystis agilis* Stein wurde in *Lumbr. rubellus* Hoffmann aus Lund gefunden, in welcher vorher in Frankreich und Deutschland nur die „dickere Form" auftritt, die von mir, wenn es die schwedischen Gregarinen gilt, als *Monocystis ventrosa* unterschieden worden ist.

8. Ebenso wie früher in Frankreich Hesse drei Varietäten von *Monocystis lumbrici* Henle je nach dem Vorkommen in *Lumbr. terrestris*, *Lumbr. rubellus* und *Lumbr. castaneus* unterschieden hat, habe ich auch in denselben Wirten aus Lund drei verschiedene Varietäten gefunden, die indessen etwas von den in Frankreich gefundenen Varietäten abweichen.

9. *Monocystis lumbrici* Henle zeigt verschiedene lokale Varietäten, eine Tatsache, die besonders dadurch wichtig erscheint, daß solche lokale Varietäten von Monocystideen und von Gregarinen überhaupt früher nicht beschrieben worden sind.

10. Solche lokale Varietäten habe ich aus Lumbriciden aus ziemlich nahe beieinander gelegenen Orten bekommen.

11. Die Bedeutung eines komparativ-faunistischen Studiums von den monocystiden Gregarinen wurde im systematisch-morphologischen Teil, besonders in dem Abschnitt über *Monocystis Wallengrenii*, erörtert; ein solches Studium erleichtert unser systematisches Wissen und ist für die Entscheidung gewisser, systematischer Fragen notwendig.

12. Es dürfte ferner von Interesse sein, daß ich in *Eiseniella tetraëdra* f. *typica* aus Ryd eine Gregarine, *Monocystis vivax* n. sp., gefunden habe, denn in diesem Wirte sind früher keine Gregarinen gefunden worden.



13. Betreffs des mikroanatomischen Baues wurden bei vielen Gregarinen drei Lagen der ectoplasmatischen Wandung gefunden, die Pellicula, das Sarkocyt und die Myofibrillen, obgleich die zwei letztgenannten Schichten nicht immer deutlich zum Vorschein kommen; bisweilen scheint die eine von ihnen zu fehlen, was indessen vermutlich die Folge geringer Ausbildung ist. Somit stimmt meine Auffassung von dem Baue der ectoplasmatischen Wandung mit der früheren Ansicht HESSE's und BOLDT's überein. Die pelliculäre Streifung habe ich meistens am besten bei lebenden, in physiologischer NaCl-Lösung gehaltenen Gregarinen gesehen, bei guter Entwicklung tritt sie auch in gewöhnlichen Dauerpräparaten hervor. Über Kernverhältnisse und Entoplasmastrukturen sei auf jeden Fall auf den speziellen Teil dieser Arbeit hingewiesen.

14. Die Ansicht ist ausgesprochen, daß das Chromatin bei *Monocystis acuta* n. sp. im Zusammenhang mit der Auflösung der Paramylumkörner entwickelt wird.

15. Anstatt Diagnosen habe ich eine Bestimmungstabelle über die Arten ausgearbeitet, wegen der Unmöglichkeit völlig adäquate kurze Diagnosen zu erhalten, was durch die Arten *Monocystis agilis* STEIN und *Monocystis ventrosa* n. sp. im Verhältnis zur alten Diagnose der Art *Monocystis agilis* STEIN illustriert wird. In *Monocystis lumbrici* HENLE gibt es außerdem ein Beispiel einer Art, die durch die große Variabilität sich nicht kurz diagnostizieren läßt.

16. Die *Monocystis*-Arten sind früher gar nicht systematisch eingeteilt worden. In dieser Arbeit wurde ein Versuch gemacht, eine systematische Einteilung der Arten dieser Gattung zu erhalten und ich habe dabei eine „polymorphe Gruppe", eine Gruppe mit *Monocystis agilis*-ähnlichen *Monocystis*-Arten, eine Gruppe mit *Monocystis lumbrici*-ähnlichen oder verwandten Arten, endlich runde Arten und *Nematocystis*-ähnliche Arten unterschieden.

17. Über den Wert einer solchen Einteilung ist hervorgehoben worden, daß Wahrscheinlichkeiten dafür sprechen, daß die *Monocystis agilis*-ähnlichen und die *Monocystis lumbrici*-ähnlichen Gregarinen vermutlich infolge phylogenetischer Verwandtschaft der Arten als natürliche Gruppen betrachtet werden müssen, während den übrigen Gruppen nur ein allgemeiner klassifikatorischer Wert zukommt.

18. Ich kann nicht der Meinung BOLDT's beistimmen, daß die *Nematocystis*-Arten an der Samenblasenwand oder an den Samentrichtern festsitzen, ebenso dürfte eine frappante Beweglichkeit als kein Charakteristikum der *Nematocystis*-Arten gelten, wie B. annimmt. Diese beiden Eigenschaften kommen auch bei *Monocystis*-Arten vor.

Digitized by Google

Die Diagnose Boldt's über die Gattung *Nematocystis* dürfte somit nicht hinreichend sein.

19. Ich kann der Meinung Boldt's nicht beistimmen, daß Hesse *Monocystis Elmassiani* im System unrichtig plaziert hat, wenn dieser seine eigene Diagnose des Gattungsnamens angewandt hat, denn Boldt hat gar nicht die „Aspect nématoide" der Gattung *Nematocystis* berücksichtigt und hat somit einen fehlerhaften Ausgangspunkt für die Beurteilung des Gattungsnamens *Nematocystis* gehabt.

20. Über die Plazierung von *Nematocystis vermicularis* zur Gattung *Nematocystis* wurde Zweifel gehegt wegen der deutlichen, an Arten der *Monocystis lumbrici*-ähnlichen Gruppe erinnernden Merkmale und wegen des Fehlens einer typischen „Aspect nematoide".

21. Ich habe die Ansicht ausgesprochen, daß in die Lundafauna zwei für diese Fauna eigentlich fremde Arten verschleppt sind, nämlich *Monocystis arcuata* Boldt und *Monocystis Elmassiani* Hesse.

22. *Monocystis Wallengrenii* ist zwar auch in diese Fauna eingeschleppt, kommt aber auch sonst in Schweden vor und dürfte in Lund mit *Helodrilus longus* Ude verschleppt worden sein.

23. Die Artenfrequenz der Monocystideen nimmt zwar von Süden bis Norden ab; aber nicht regelmäßig. In Lund gibt es z. B. 19 Arten, in Ostpreußen nur 11 Arten Monocystideen, in Ramlösa 5, in Stockholm 11 Arten usw.

24. Ich habe die Monocystideen, laut biologischen Gesichtspunkten, in monobiotische und polybiotische eingeteilt, von denen die erstgenannten nur in einem Wirte parasitieren, die letzteren in mehreren Wirten. Von der letztgenannten Gruppe gibt es solche Gregarinen, die eine unbeschränkte, und solche, die eine beschränkte Verbreitung in den Wirten haben. Diejenigen mit beschränkter Verbreitung lassen sich wieder in zwei Gruppen einteilen: die in *Lumbricus*-Arten und die in *Helodrilus*-Arten parasitierenden. Es ist ohne weiteres verständlich, daß die polybiotischen Gregarinen mit unbeschränkter Verbreitung in den Wirten die größten Möglichkeiten einer größeren geographischen Verbreitung haben.

25. Ich habe eine verschiedene Individuenfrequenz der einzelnen Arten in verschiedenen Orten gefunden.

26. Ich habe lokale Faunatypen unterscheiden können, die durch verschiedene Individuenfrequenz der einzelnen Arten, durch verschiedene lokale Varietäten und durch verschiedene Artenanzahl bedingt sind.

27. Unterschiede in dem Charakter der Lokalfaunen können eintreten, auch wenn die Orte in sehr geringer Entfernung voneinander liegen.


Digitized by Google

28. Da die sämtlichen früheren Autoren gar nicht die Cysten der Monocystideen haben bestimmen können, habe ich, von der großen Bedeutung einer solchen Bestimmung überzeugt, viel damit gearbeitet, um eine sichere Methode zu finden, laut welcher man sämtliche Cysten bestimmen könnte, und habe dabei gefunden, daß der einzige Weg, der zu diesem Ziele führt, wenn es Wirte mit mehreren Parasitenspecies gilt, der folgende ist: man gebraucht eine komparativ-faunistische Methode unter Anwendung von oft einander nahegelegenen Lokalfaunen, um von der verschiedenen Individuenfrequenz und der verschiedenen Artenanzahl der Parasiten in Wirten von verschiedenen Lokalfaunen Gebrauch zu machen. Dadurch erhält man leicht junge Cysten, die die doppelte Maximalgröße der betreffenden, freien Monocystideen haben, und die auch durch Plasmastrukturen und Kernverhältnisse an die freien, völlig entwickelten Gregarinen erinnern.

29. Dem Gedanken Boldt's, daß diese Fragen durch Infektionsversuche aufgeklärt werden sollen, kann ich nicht beistimmen wegen der Unmöglichkeit sicher darüber zu sein, daß man völlig infektionsfreie Wirte hat, was auch Boldt selbst zugestanden hat; auch muß eine solche Methode darum als unsicher betrachtet werden, weil die Parasiten unter Anwendung verschiedener Wirtenspecies variieren können.

30. Sämtliche der von mir mit diesen Gesichtspunkten behandelten Arten habe ich auch in dem Cystenstadium bestimmen können. Vor allem muß ich betonen, daß ich die sämtlichen sog. „kleinen“ Cysten, die in den Wirten aus Schweden vorkommen, habe bestimmen können, nämlich die Cysten von *Monocystis Carlgrenii*, *Monocystis securiformis* und *Monocystis caudata*. Die „kleinen“ Cysten und eine Menge von anderen Cysten, die niemals früher zur Art bestimmt wurden, dürften sehr leicht durch diese Methode bestimmt werden können. Daß dies für systematische Fragen und für die Kenntnis der Entwicklung der Monocystideen von Bedeutung ist, wird man unmittelbar einsehen.

31. Eine Kontrolle der Richtigkeit dieser Methode erhält man vor allem durch einen Vergleich der Paramylumkörner der freien Gregarinen mit denjenigen der jungen Cysten. Da die älteren Cysten ihre einmal gegebene Form und Größe beibehalten, kann die Art bestimmt werden, wenn die jungen Cystenstadien bekannt sind.

32. Betreffs der übrigen Untersuchungsmethoden habe ich als Farbflüssigkeit unter anderem auch das Eisentrioxyhämatein (nach Hansen) angewandt, eine Farbflüssigkeit, die für gewisse Zwecke,

Digitized by Google

besonders Kernstrukturen sehr gute Dienste geleistet hat und die, soweit ich sehen kann, nicht früher für Gregarinenuntersuchungen angewandt worden ist.

Auch habe ich eine besondere vorsichtige Ausstrichmethode angewandt, um Stadien kurz vor oder im Augenblicke der Encystierung zu erhalten.

33. *Monocystis caudata* durchläuft ein intrablastophoriales Stadium und zeigt eine heterosexuelle Entwicklung.

34. *Monocystis ventrosa* zeigt einen Geschlechtsdimorphismus schon vor der Encystierung: Männchen mit rundlichen Kernen und oft dunklerem Plasma, Weibchen mit länglich-ovalen Kernen und oft hellerem Plasma. Die Paramylumkörner des Männchens sind kleiner und rundlich, die des Weibchens größer und länglich.

35. Die Kernauflösung bei *Monocystis ventrosa* geht in der üblichen Weise durch Mitose vor sich.

36. Die Gametenentwicklung ist bei dieser Art schwach heterosexuell, die Befruchtung anisogam.

37. Bei der Entwicklung der Sporocysten dieser Art gruppiert sich das Plasma um jeden Kern in dem „Vier-Stadium". Es treten Teilungsspindel auf.

38. Auf Grund einer Menge von Tatsachen habe ich ein früher nicht für Monocystideen und auch nicht für Gregarinen überhaupt bekanntes Entwicklungsgesetz gefunden, das ich „das Gesetz des präcystalen Geschlechtsdimorphismus" nenne. Somit sind zum ersten Male Beweise dafür geliefert worden, daß unter den Gregarinen Weibchen und Männchen vorkommen.

Literaturverzeichnis.

Berlin, H.: Über drei neue Monocystideen. Arch. f. Zool. Bd. 15 Nr. 8 1923. (Herausgegeben von K. Svenska Vetenskapsakademien.)

Berndt, Arth.: Beitrag zur Kenntnis der im Darm von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.

Boldt, M.: In den Samenblasen der ostpreußischen Regenwürmer parasitierende Monocystideen. Schr. Physikal-ökonom. Gesellsch. Königsberg 50./51. Jahrg. 1909/10.

Bosanquet, Wm. C.: Notes on an Gregarine of the Earthworm (Lumbricus herculeus). Quart. Journ. of micr. Sc., 2e sér. Vol. 36 1894.

Brasil, L.: a) Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. Arch. Zool. exp. T. 3 4 sér. 1905.

—: b) Nouvelles recherches sur la reproduction des Gregarines monocystidées. Arch. Zool. exp. T. 4 4 sér. 1905.


Digitized by Google

BÜTSCHLI, O.: Kleine Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35 1881.

CECCONI, J.: De la sporulation de la Monocystis agilis STEIN. Arch. d'Anat. microsc. T. 5 1902.

CLARKE, J. J.: Observations on various Sporozoa. Quart. Journ. of micr. Sc. 2e sér. Vol. 37 1895.

CUÉNOT, L.: Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biol. T. 17 fasc. 4 1901.

DOFLEIN, F.: Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena 1916. Verlag von G. Fischer.

DOGIEL, V.: Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. III. Über die Sporocysten der Cölom-Monocystidae. Arch. f. Protistenk. Bd. 16 1909.

DRZEWECKI, W.: Über vegetative Vorgänge im Kern und Plasma der Gregarinen des Regenwurmhodens. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 1904.

HENLE, J.: Über die Gattung Gregarina. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Medizin. Herausgegeben von Johannes Müller 1845.

HENNEGUY, F.: Formation des spores de la Grégarine du Lombric. Ann. de Micr. T. 1 1887.

HESSE, E.: Contribution à l'étude des Monocystidées des Oligochètes. Arch. Zool. exp. et gén. (5) T. 3 1909.

HOFFMANN, R.: Über Fortpflanzungserscheinungen von Monocystideen der Lumbricus agricola. Arch. f. Protistenk. Bd. 13 1909.

KUSCHAKEWITSCH, S.: Beobachtungen über vegetative, degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. Arch. f. Protistenk. Suppl. I 1907.

LABBÉ, A.: Sporozoa. Das Tierreich. 5. Lieferung. 1899.

LÉGER, L.: La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 1904.

LÉGER, L. et DUBOSCQ, O.: Recherches sur les Myriapodes de corse et leurs parasites. Arch. Zool. exp. et gén. 4 sér. I 1903.

— —: Études sur la sexualité chez les Gregarines. Arch. f. Protistenk. Bd. 17 1909.

LIEBERKÜHN, N.: Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Berlin 1865.

LÜHE, M.: Über Befruchtungsvorgänge bei Protozoen. Schr. Phys.-ökonom. Ges. zu Königsberg 43. Jahrg. 1902.

COGNETTI DE MARTIIS, L.: Nuove de Gregarine monocistidee (nota prel.). Monit. Zool. ital. Firenze Bd. 29 1918.

MECKEL, H.: Über Geschlechtsapparat einiger hermaphroditen Thiere. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med. Berlin I 1844.

MULSOW, K.: Über Fortpflanzungserscheinungen bei Monocystis rostrata n. sp. Arch. f. Protistenk. Bd. 22 1911.

PROWAZEK, S. v.: Zur Entwicklung der Gregarinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1902.

RUSCHHAUPT, G.: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der monocystiden Gregarinen aus dem Testiculus des Lumbricus agricola. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 18 1885.

SCHELLACK, C.: Über die Entwicklung und Fortpflanzung von Echinomera hispida (A. SCHN.). Arch. f. Protistenk. Bd. 9 1907.

SCHMIDT, AD.: Beitrag zur Kenntnis der Gregarinen und deren Entwicklung. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt Bd. 1 Heft 1 1854.


Digitized by Google

Schneider, Aimé: Contributions à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. Arch. Zool. exp. T. 4 1875.

Stein, Fr.: Über die Natur der Gregarinen. Müller's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1848.

Tolosani, Olga: Osservazioni sul ciclo di „Monocystis Michaelseni" Hesse. Monit. Zool. Ital. Firenze Bd. 27 1916.

Wolters, M.: Die Conjugation und Sporenbildung bei Gregarinen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37 1891.

Tafelerklärung.

Tafel 1.

Fig. 1. *Monocystis caudata* n. sp. Reichert Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 136 mm.
Fig. 2. „ „ „ „ „ „ „ „
Fig. 3. „ „ „ „ „ „ „ „
Fig. 4. „ *densa* n. sp. „ „ Obj. 5, „ „ „
Fig. 5. „ „ „ „ „ „ „ „
Fig. 6. „ „ „ „ Obj. 7a, „ „ „

Fig. 7. Kern von *Monocystis densa* n. sp. Reichert Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 8. Cyste von *Monocystis densa* n. sp. Reichert Oc. 1, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 9. *Monocystis securiformis* n. sp. Reichert Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 145 mm.
Fig. 10. „ „ „ „ „ „ „ „ „

Fig. 11. Cyste von *Monocystis securiformis* n. sp. Reichert Oc. 3, Obj 7a, Tubus 145 mm.

Fig. 12. *Monocystis agilis* Stein. Exemplar aus *Lumbr. rubellus* Hoffm. Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 136 mm.

Fig. 13—15. Vorderteil mit dem „Höcker" von *Monocystis agilis* Stein. Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 16. Hinterteil von *Monocystis agilis* Stein. Vergr. wie in Fig. 13—15.

Fig. 17. Paramylumkörner und Chromatinanhäufung von *Monocystis agilis* Stein. Vergr. wie in Fig. 13—15.

Fig. 18 u. 19. Kerne von *Monocystis agilis* Stein. Vergr. wie in Fig. 13—15.

Fig. 20. *Monocystis ventrosa* n. sp. Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 21. Der „Höcker" von *Monocystis ventrosa* n. sp. Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 22. Kern im Plasma von *Monocystis ventrosa* n. sp. Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 23. Kern von *Monocystis ventrosa* n. sp. Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 136 mm.
Fig. 24. „ „ „ „ „ „ „ „ „ „
Fig. 25. „ „ „ „ „ „ „ „ „ „
Fig. 26. „ „ „ „ „ Comp. Oc. 8, Apocromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 27. Kern von *Monocystis ventrosa* n. sp. Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 28. Nucleolus von *Monocystis ventrosa* n. sp. Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Digitized by Google

Tafel 2.

Fig. 29. Teil eines Kernes von *Monocystis ventrosa* n. sp. REICHERT Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 30. *Monocystis acuta* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 31 u. 32. Kerne von *Monocystis acuta* n. sp. REICHERT Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 33—35. Hinterteile von *Monocystis acuta*. Vergr. wie Fig. 31 u. 32.

Fig. 36. *Monocystis arcuata* BOLDT. REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 165 mm.

Fig. 37. " " " " " " " "

Fig. 38a u. b. *Monocystis Hessei* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 154 mm.

Fig. 39. " " " " " 3 " "

Fig. 40. " " " " " 7a " "

Fig. 41. Kern von *Monocystis Hessei* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 154 mm.

Fig. 42. *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. terrestris* L., MÜLLER aus Lund, REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 153 mm.

Fig. 43. Cyste dieser Gregarine. Vergr. wie in Fig. 42.

Fig. 44. *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus Lund. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 152 mm.

Fig. 45. *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus Lund. Oc. 3, Obj. 5, Tubus 152 mm.

Fig. 46. *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. castaneus* SAV. aus Lund. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 153 mm.

Fig. 47. *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus V. Sallerup. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 150.

Tafel 3.

Fig. 48. Cyste von *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus V. Sallerup. REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 148 mm.

Fig. 49. *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus Ramlösa. REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 50. *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus Smedby. REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 152 mm.

Fig. 51. *Monocystis lumbrici* HENLE in *Lumbr. rubellus* HOFFMSTR. aus Berg. Trädgården. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 146 mm.

Fig. 52. *Monocystis Wallengrenii* n. sp. REICHERT, Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 148 mm.

Fig. 53. Vorderende von *Monocystis Wallengrenii* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 144 mm.

Fig. 54. Junges Individuum von *Monocystis Wallengrenii* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 144 mm.

Fig. 55. *Monocystis Wallengrenii* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 148 mm.

Fig. 56. *Monocystis polymorpha* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 136 mm.

Fig. 57. *Monocystis polymorpha* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 150 mm.

Digitized by Google

Fig. 58. *Monocystis polymorpha* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 150 mm.

Fig. 59. Cyste von *Monocystis polymorpha* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 149 mm.

Fig. 60. Cyste von *Monocystis polymorpha* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 150 mm.

Fig. 61. *Monocystis vivax* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 144 mm.

Fig. 62. Cyste von *Monocystis vivax* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 154 mm.

Tafel 4.

Fig. 63a u. b. *Monocystis Carlgrenii* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 153 mm.

Fig. 64. Syzygite von *Monocystis Carlgrenii* n. sp. in Encystierung begriffen. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 153 mm.

Fig. 65. Junge Cyste von *Monocystis Carlgrenii* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 140 mm.

Fig. 66a, b u. c. Drei aufeinanderfolgende Bewegungsstellungen von *Monocystis Carlgrenii* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 154 mm.

Fig. 67. *Monocystis oblonga* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 3.

Fig. 68. *Monocystis oblonga* n. sp. Die Mitte des Tieres mit dem Kern. REICHERT Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm.

Fig. 69. Cyste von *Monocystis oblonga* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 3, Tubus 153 mm.

Fig. 70. *Nematocystis anguillula* var. *gracilis* n. var. REICHERT Oc. 1, Obj. 3, Tubus 136 mm.

Fig. 71 u. 72. Kerne von *Nematocystis anguillula* var. *gracilis* n. var. REICHERT Oc. 1, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 73 u. 74. *Rhynchocystis pilosa* var. *oculata* nov. var. REICHERT Oc. 1, Obj. 7a, Tubus 136.

Fig 75. Cyste von *Rhynchocystis pilosa* CUÉNOT. REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 148 mm.

Fig. 76 u. 77. *Rhynchocystis piriformis* n. sp. REICHERT Oc. 1, Obj. 7a, Tubus 136 mm.

Fig. 78. *Zygocystis cometa* STEIN. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 145 mm.

Tafel 5.

Fig. 79. Cyste von *Zygocystis cometa* STEIN. REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 140 mm.

Fig. 80. *Zygocystis suecica* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 143 mm.

Fig. 81. Cyste von *Zygocystis suecica* n. sp. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 133 mm.

Fig. 82. *Monocystis* sp. (s. „Unsichere Funde") REICHERT Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 83. Junge *Monocystis caudata* in einem Blastophor. REICHERT Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 84. Junge behaarte *Monocystis caudata*. REICHERT Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 136 mm.


Digitized by Google

Fig. 85 u. 86. Ältere *Monocystis caudata*. Reichert Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 136 mm.

Fig. 87 u. 88. Cysten von *Monocystis caudata*. Reichert Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136.

Fig. 89—91. Cysten von *Monocystis eaudata* (nach dem Leben). Reichert Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 92 u. 93. Junge *Monocystis ventrosa*. Reichert Oc. 3, Obj. 7a, Tubus 136 mm.

Tafel 6.

Fig. 94 u. 95. Ältere *Monocystis ventrosa*. Reichert Oc 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 96. Weibchen von *Monocystis ventrosa*. Reichert Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 97. Männchen von *Monocystis ventrosa*. Reichert Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 98. Zwei in Encystierung begriffene *Monocystis ventrosa*. Reichert Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 99. Teil einer Cyste, die verschiedenen Paramylumkörner der beiden Syzygiten zeigend. Reichert Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 138 mm.

Fig. 100. Cyste von *Monocystis ventrosa* n. sp. Reichert Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 101. Cyste von *Monocystis ventrosa* n. sp. Reichert Oc. 1, Obj. 5, Tubus 136.

Fig. 102. Erwachsenes Individuum von *Monocystis ventrosa* n. sp. Reichert Oc. 3. Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 103. Kern von *Monocystis ventrosa* n. sp. Älteres Individuum. Reichert Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136 mm.

Fig. 104. Teilung des Kernes in einer Cyste. Vergr. wie in Fig. 103.

Fig. 105. „ „ „ „ „ „ „ „ „ „ „

Fig. 106—108. Drei Cysten in verschiedenen Entwicklungsstadien. Nach dem Leben gezeichnet. Reichert Oc. 3, Obj. 5, Tubus 136 mm.

Fig. 109. Verschmelzung der Gameten. Reichert Comp. Oc. 8, Apochromat 2 mm, Tubus 136.

Fig. 110—13. Weitere Stadien der Copulation. Vergr. wie in Fig. 109.

Fig. 114—120. Entwicklung der Sporocysten mit den Sporozoiten. Vergr. wie in Fig. 109.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität zu Szeged.)

Beiträge zur Kenntnis der Suctorien.

Von
Dr. B. Farkas.

(Hierzu Tafel 7 und 1 Textfigur.)

HARTOG[1]) beschäftigte sich in einem im Jahre 1901 publizierten Aufsatze mit der *Choanophrya infundibulifera* (HARTOG), welche schon im Jahre 1866 von ZENKER[2]) als *Acineta ferrum equinum* beschrieben und abgebildet wurde. Das Tierchen, welches ein charakteristisches Saugröhrchen mit sehr breitem Lumen besitzt, lebt als Kommensalist an Mundteilen von verschiedenen *Cyclops*-Arten. Wenn in der Nähe frisch zermahlte Teilchen der Beute sind, so können sich die Saugröhrchen an ihrem Ende trichterartig ausbreiten. HARTOG zählt auf Grund der trichterartigen Saugröhrchenenden das Tierchen zu dem Genus *Choanophrya*. Mit diesem Namen nennt er es in seiner zusammenfassenden Arbeit[3]) über die Protozoen, wo er die ZENKER'schen Figuren mit einigen Veränderungen übernommen hat, und ergänzte diese mit einer Originalabbildung des Saugröhrchens.

Der Bau und die feineren Strukturverhältnisse der *Choanophrya* und im allgemeinen der *Suctorien* sind am ausführlichsten außer

---

[1]) HARTOG, M.: Notes on Suctoria. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 1901 p. 372—374.

[2]) ZENKER, W.: Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 2 1866.

[3]) The Cambridge Natural History. Protozoa. By M. HARTOG. London, Macmillan and Co. 1906 p. 162.


Digitized by Google

Sand [1]) besonders von Collin [2]) in seiner großen Monographie über *Suctorien* behandelt worden. Im allgemeinen kann man behaupten, daß die Untersuchungen über die „histologische" Struktur dieses Tieres trotz den öfteren Beschäftigungen noch nicht befriedigend und ziemlich widersprechend sind.

Technik und Methodik. Da die *Choanophryen* an verschiedenen *Cyclops*-Arten angeheftet leben, geschah ihre Fixierung gemeinsam mit diesen. Ich habe sie besonders an *Cyclops viridis, Cyclops strenuus* und selten an *Cyclops serrulatus* aufgefunden und zwar besonders an solchen Formen, die durch lange Zeit im Aquarium lebten.

Die *Choanophryen* befinden sich in größerer Zahl an den Mundteilen und in der Nähe des Mundes, die *Tokophryen* — welche auch zur Untersuchung kamen — an den Sternalrippen zwischen den Beinen.

Die Fixierung der Tiere geschah mit einer Fixierflüssigkeit Aceton-Osmium (Aceton käuflich + 1 proz. OsO_4 aa + einige Tropfen von 1 proz. $NaJO_3$), wo die *Cyclopen* ziemlich schnell verschwärzen, was aber die Güte der Fixierung nicht beeinträchtigt. Außerdem sind noch Sublimatosmium + $NaJO_3$ und das Benda'sche Fixierverfahren zu erwähnen, welches letztere besonders schöne Bilder geliefert hat. Die Einbettung war eine Doppeleinbettung, nämlich in Celloidin und Paraffin nach Apáthy. Schnittdicke 3—15 μ, Färbung mit Benda'scher Mitochondrien-Färbung, Hämatoxylin-Eisenalaun, Hämalaun-Eosin, Hämatein I-A-Picrorubin, Giemsa-, May-Gruenwald-, Weigert-Resorcin-Fuchsin, Ehrlich-Biondi-Heidenhain-Färbungen.

Die Tiere zeigen eine bilateral nennbare Symmetrie, welche durch die hauptsächlich einseitige Ausbildung der Saugröhrchen hervorgerufen wird; sie haben einen basalen anheftenden und einen apicalen Teil; es sind noch vordere und hintere, rechte und linke Seite zu unterscheiden. Als Vorderteil kann man diejenige Seite nehmen, wo die Saugröhrchen in der größten Zahl ausgebildet sind. Diese Seite ist dem Munde des Wirtstieres zugewendet.

Der Stiel ist in der Regel kurz, seine Beschaffenheit ist eine

---

[1]) Sand, R.: Étude monographique sur le Groupe des Infusoires Tentaculifères. Extr. d. Ann. de la Soc. Belge de Microscopie. Bruxelles, Alfr. Castaigne 1901.

[2]) Collin, B.: Etude monographique sur les Acinéticus. I. II. Arch. de Zool. expér. et gén. T. 51 fesc. 1 1912 p. 1—457, pl. I—VI.

—: Quelques remarques sur Tokophrya cyclopum Cl. et L. Arch. Zool. Expér. 4. sér. T. 8 1908. Notes et Rew. p. 34.

Digitized by Google

solche, wie es COLLIN [1]) in mehreren Zeichnungen dargestellt hat. Das Eindringen des Stieles in den Körper hinein ist verschieden, das Stielende kann auch eine lilienähnliche Form annehmen, wie es an Fig. 1 zu sehen ist.

Der Tegumentalapparat besteht nach COLLIN aus drei Schichten: 1. Pellicula, 2. Ectoplasma, 3. Corticalplasma. ISHIKAWA [2]) war der erste, der diese Verhältnisse eingehender untersucht hat; er unterscheidet in der Zone des Ectoplasmas der *Ephelota bütschliana* drei Schichten, und zwar: eine äußere, eine mittlere und eine innere Schicht. Diese drei Schichten sind auch bei *Choanophrya* zu unterscheiden.

1. Die äußerste Pellicula hat eine ziemlich veränderliche Beschaffenheit, welche Veränderungen, wie es scheint, durch das Alter des Tieres bedingt sind. Am unteren Teile des Tieres, dort wo der Stiel ins Körperinnere hineinragt, ist die Pellicula im allgemeinen dicker, und man kann an der Oberfläche — Skulptur — kleine stäbchenförmige Gebilde beobachten. Solche stäbchenförmige Gebilde der Pellicula sind bei jungen Individuen an der ganzen Körperoberfläche wahrzunehmen, die sich im Querschnitte des Körpers als regelmäßig geordnete vertikal stehende kurze Zäpfchen zeigen. In tangentialen Schnitten kann man sehen, daß diese Bildungen nicht gleichmäßig lang und nicht alle gerade sind (Fig. 1).

Bei anderen Individuen ist die ganze Oberfläche glatt, nur in der Nähe des Stiels kommen die Stäbchen an der Pellicula vor (Fig. 1).

Diese Stäbchengebilde sind organische Bestandteile der Pellicula, sie sind keine Bacillen und Micrococcen, wie es einige Forscher meinen. Bacillen an der Pellicula kommen oft vor, wie das auch auf Fig. 1 rechts oben zu sehen ist, diese sind aber von den vorigen in Form und auch färberisch unterscheidbar. Ein ähnliches Aussehen des Ectoplasmas beschreibt MAIER [3]) bei *Prorodon* (p. 83): „Wenn die sehr zarte äußere Wand der Alveolen, d. h. die Pellicula, zerstört ist, wie das beim Abtöten mitunter passiert, so sieht die Oberfläche eines solchen Tieres aus, als ob der ganze Körper von kleinsten Stacheln bedeckt wäre."

Bei *Choanophrya* scheint eine andere Erklärung nötig zu sein.

[1]) COLLIN, C. W.: p. 114 Fig. XXIII; p. 169 Fig. XLVII; p. 184 Fig. LI, p. 260 Fig. LXXI, Pl. IV Fig. 74.

[2]) ISHIKAWA, C.: Über eine in Misaki vorkommende Art von Ephelota und über ihre Sporenbildung. The Journ. of the College of Science, imp. University, Japan Vol. 10 part. 2 1897 p. 119—137, Taf. XII, XIII.

[3]) MAIER, H. N.: Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 1903 p. 73—179 Taf. I, II. p. 83.


Digitized by Google

2. Die zweite. mittlere Schicht, welche sich mit Hämatoxylin-Eisenalaun schwarz färbt, ist nach Collin das Ectoplasma. Nach der Benda'schen Mitochondrienfärbung zeigt sie sich tiefviolett. Sie ist eine konsistente Schicht, die elastisch zu sein scheint, welche aber, wie Fig. 1 zeigt, nicht überall um den Körper die gleiche Dicke hat. Sie ist in der Nähe des Stieles dünner, an der oberen Hälfte des Tieres aber dicker. Bei der Geburtsöffnung wird diese Schicht unterbrochen. Es ist auffallend, daß schon am Embryo an einem Pole diese Schicht färberisch nachweisbar ist. Diese Schicht, welche von Ishikawa bei der *Ephelota bütschliana* für ein „stark mit Eisenlackhämatoxylin färbbare membranöse Schicht" gehalten wurde, hat nach anderen Autoren eine abweichende Beschaffenheit. Nach Hartog's [1]) Zeichnung hat diese Schicht eine alveoläre Struktur, auch nach Collin [2]) soll diese Schicht in vivo als eine alveoläre Schicht erscheinen und (wie Collin bemerkt): „..... les parois alvéolaires ont tendance à se colorer en vert par le Prenant, ce qui indique un degré de cuticularisation un peu plus avancé que dans les formes précédentes: elles se montrent, du reste, presque aussi résistantes que la couche pelliculaire" (p. 27). An solchen Tieren, welche mit Aceton-Osmium, Sublimat-Osmium fixiert und mit Hämatoxylin-Eosin usw. gefärbt waren, besonders wenn die Schnittfläche über 10 μ war, konnte ich selbst bemerken, daß die fragliche Schicht stellenweise eine einseitige alveoläre Struktur aufweist, bei welcher aber die Alveolenwände nicht so sehr färberisch als vielmehr nach Lichtbrechung auffallend sind. An solchen Tieren aber, die mit Benda'schem Verfahren behandelt wurden, und die Schnittdicke nicht mehr wie 3—5 μ beträgt, konnte ich die schon geschilderte Struktur der Pellicula bemerken. Ich glaube, daß dieses letztere Verfahren ein feineres Analysieren zeigt.

Diese mit Benda'scher Färbung tiefviolett färbbare Schicht des Ectoplasmas, wie es an Fig. 1, 2, 3 zu sehen ist, wird bei den Saugröhrchen unterbrochen, bzw. bildet sich hier um die Saugröhrchen ein aus ähnlich färbbarer Substanz gebildeter, stärker entwickelter Ring. An gut gelungenen Präparaten kann man bemerken, daß sich diese Schicht dort, wo sie mit den Saugröhrchen zusammentrifft, dichotomisch verzweigt, sowohl nach außen wie nach innen am Saugröhrchen fortsetzt, und zwar beim äußeren Armteil unter der Pelliculahülle, wo dieselbe ein Stück lang färberisch differenziert verfolgt werden kann.

---

1) Hartog [2]: l. c. 1906 p. 162 Fig. 62.

2) Collin: l. c. p. 27 u. p. 184 u. Pl. IV Fig. 73.

Digitized by Google

3. Unter dem Ectoplasma ist das Corticalplasma, welches von Ishikawa als eine dünne hyaline Schicht bezeichnet wurde. Diese färbt sich sozusagen nicht, fällt aber durch seine starke Lichtbrechung schön auf. Mit einer sehr feinen Distinktion kann man noch sehen, daß dieses Corticalplasma aus einer oberen feinkörnigen und unteren ganz hyalinen Schicht besteht. Man kann also, im Ectoplasma (Ectoplasma im weiteren Sinne genommen) drei verschiedene Schichten unterscheiden, von welchen die äußerste als: Sekretionsprodukt (Pellicula),[1] die mittlere als „Differentiierungsprodukt" und die innere als „urreine Form" des Protoplasmas aufzufassen sind.

Das Entoplasma ist im allgemeinen körnig, man kann an ihm eine alveoläre Struktur bemerken, welche besonders bei *Tokophrya cyclopum* schön ausgebildet ist, bei *Choanophrya* aber wird sie von den im Körper befindlichen verschieden großen Körnern verdeckt.

Die Körner, welche im Entoplasma der *Choanophryen* zu finden sind, sind nicht nur nach der Größe, sondern nach Färbung und Struktur voneinander verschieden. Sehr auffallend sind diejenigen ziemlich umfangreichen Körner, welche von mit Mitochondrienfärbung stark violett gefärbten halbmondförmigen Gebilden umgeben sind. Diese Granula haben also eine deutlich ausgeprägte Binnenstruktur, wie solche Heidenhain [2]) bei der Beckendrüse des *Tritons*, Nicolas in den Tränendrüsen des Menschen und Fleischer bei Tränendrüsen vom Kalbe beobachtet hat. Drüsengranula mit solcher Binnenstruktur habe ich in Ösophagealdrüsen des *Flußkrebses* gesehen, deren Ausbildung ich Schritt für Schritt verfolgen konnte. Wie es scheint, sind diese Drüsengranulen morphogenetisch zu den in *Choanophryen* vorkommenden Granulen vollkommen ähnlich. Diese Granulen kommen in ihrer jüngsten Form nicht als rundliche Körner zum Vorschein, sondern als ein bikonkaves Scheibchen. An den kleinsten Granulen, die noch zu sehen sind, kann man diese Grundform, welche der Biskuitform der Blutkörperchen ähnlich ist, bemerken. Von der Fläche gesehen sind sie in der Mitte lichter, von der Kante gesehen sind sie aber kurze Stäbchen. Wenn die Granula an Größe zunehmen, also ihre Mitte schon aufgequollen ist, bekommen sie eine rundliche Form, am Rande aber sind sie mit einem dichten Ring umgeben. Je mehr das Granulum an Größe

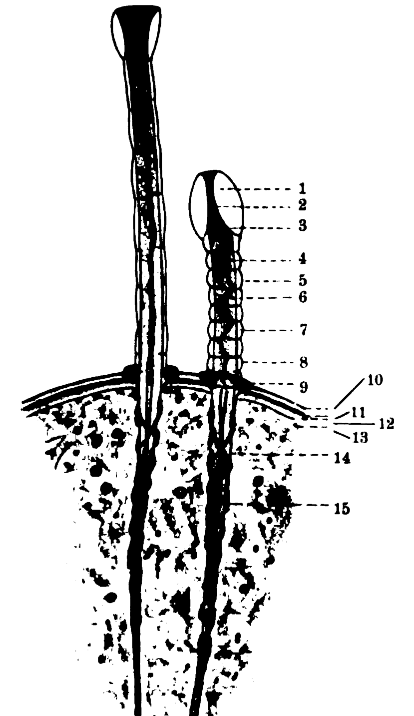
[1]) Nach der alten Leydig'schen Auffassung, wie es bei F. E. Schulze: „Zellmembran, Pellicula, Cuticula und Crusta", Biol. Zentralbl. Bd. 16 1896 p. 849 bis 854, zu lesen ist.

[2]) Heidenhain, M., Plasma und Zelle, 1907, Bd. I, p. 373.

Digitized by Google

zunimmt, desto schmaler wird der Randstreifen, welcher bei ausgebildeten Granulis als ein halbmondförmiges Gebilde zu sehen ist. Man kann also bei der Bildung dieser Körner zwei Stadien unterscheiden, von welchen das eine das secernierende Granulum, das andere aber das Secretgranulum ist, welch letzteres man nach völliger Ausbildung mit der Ernährung in Zusammenhang bringen kann. Außer diesen Körnern gibt es noch solche, die schon eine andere Binnenstruktur haben, die wir nach Fauré-Fremiet „Spheroplasten“ — besser aber „Plastosomen“ — nennen können. Es sind noch braune, mit Osmium gefärbte minimale Körner, außerdem besonders in älteren Individuen große gelbe, grünlichgelbe Körner, die nach mehreren Autoren als Excretionsprodukte zu betrachten sind.

Die Saugröhrchen der *Choanophryen* sind sehr charakteristische Organulen dieser Tiere. Nach Collin sind die Dimensionen: „$100 \times 3\ \mu$ à l'état d'extension, $15 \times 5\ \mu$ à l'état contracté, lumen $1\ \mu$, 5 à $2\ \mu$ entonnoir terminal 5 à $8\ \mu$“. Die Form der Saugröhrchen ist bei Zenker, Hartog und Collin in Zeichnungen abgebildet. Da aber das Ergebnis meiner Untersuchungen von ihren Beschreibungen und Zeichnungen abweicht, scheint es mir notwendig zu sein, diese Gebilde etwas ausführlicher zu besprechen.



Schema der Saugröhrchen der *Choanophrya*.

1. Endteil des Saugröhrchens (Ausbreitungsfähige Glans).
2. Körner am Endteil.
3. Endplasma des Saugröhrchens.
4. Axialfibrille des Saugröhrchens.
5. Rumpf des Saugröhrchens.
6. Corticalplasma des Saugröhrchens.
7. Pellicula des Saugröhrchens.
8. Basalteil des Saugröhrchens.
9. Basalring um das Saugröhrchen.
10. Körperpellicula.
11. Ectoplasma des Körpers.
12. Corticalplasma des Körpers.
13. Entoplasma.
14. Wurzel des Saugröhrchens.
15. Elastische Überzugschicht um die Wurzel des Saugröhrchens.

Wegen der allgemeinen Orientierung ist es empfehlenswert, am Saugröhrchen zu unterscheiden: 1. Endteil, 2. Rumpf, 3. Basalteil, 4. Wurzel.

Digitized by Google

Das Ende des Rumpfes ist am eigentümlichsten geformt, was für HARTOG als Genusmerkmal diente: „As the character of the tentacles has been utilised for the distinction of such a genus as Ephelota stretch. Wright, we must erect this into a new genus, to which I give the name *Choanophrya* from the wide funnels of the ends of the tentacles when active."

Wegen der trichterförmigen Ausbreitung des Endteiles des Saugröhrchens nennt COLLIN diese Form: „infondibulée", die anderen Formen „tronquée", und „capitée".

Nach feineren Untersuchungen kann man bemerken, daß der Endtteil des Rumpfes nicht so einfach gebildet ist. Die Pelliculaschicht, welche die Saugröhrchen mit einer Hülle umgibt, breitet sich am Endteile nicht nur aus, besser gesagt ist zur Ausbreitung nicht nur fähig, sondern sie bildet hier ein morphologisch differenziertes Gebilde. Der Endteil ist an allen Saugröhrchen stärker und konsistenter, mehr lichtbrechend als die anderen Teile der Pelliculahülle. Derselbe hat nicht die Form eines gewöhnlichen Trichters, sondern gleicht einer, an einer Seite geöffneten sehr verschiedenartig formierbaren Manschette, welche besonders in zusammengezogenen Armen die Form einer Glans hat, welche gegen die Rumpfpellicula mit Kontur abgegrenzt ist, wie es an sämtlichen Figuren zu sehen ist.

Unter der Pellicula ist die Plasmaröhre des Saugröhrchens zu finden. Die Plasmasubstanz, welche die Endteile einnimmt, zeigt eine Abweichung von dem im Arme befindlichen Corticalplasma. Die Abweichung ist färberisch und konsistentiell. Die Plasmasubstanz, welche sich im Endteile des Armes befindet, zeigt gegen Farbstoffe eine größere Affinität, so z. B. gegen Fuchsin und in BENDA'scher Färbung durch Sulfalisarinsäurenatron wird sie stärker gefärbt, als das andere Armplasma. Man kann bemerken, daß dieser Plasmateil (wie Fig. 46 d, zeigt) oft eine zugespitzte Form annehmen und vorspringen kann. Ob es eine aktive Erscheinung oder eine durch die Wirkung der Fixierflüssigkeit hervorgerufene und durch das Zusammenfallen der Arme entstandene passive Erscheinung ist, konnte ich nicht feststellen. Analoge Fälle wurden von älteren Autoren (CLAPARÈDE u. LACHMANN, PLATE) an anderen lebenden *Suctorien*-Arten beobachtet. Wenn dieser Vorgang auch im Leben vorkommen kann, so könnte man ihm bei der Verletzung der Beute eine Rolle zuschreiben. Man kann in diesem Endteil an der inneren Fläche Längsstreifen beobachten (Fig. 4 c, d), sie sind Differentiierungen höchstwahrscheinlich der inneren Pelliculaoberfläche und nicht des Endplasmas der Plasmasubstanz. Man kann an beiden Rändern

Digitized by Google

(der Eichel) der Manschette ein mit Mitochondrienfärbung violett gefärbtes Körnchen unterscheiden, welches wie es scheint mit einem axial laufenden dünnen Faden des Saugröhrchens in Verbindung steht.

Die Pellicula zeigt in zusammenfallenden Armen eine ausgeprägte Segmentierung, welche, wie es scheint, durch färberisch differenzierbare Fädchen voneinander abgetrennt sind, also nicht spiral laufende Fädchen zeigen. Die Substanz der Armpellicula ist in großem Maße abweichend von der Substanz der den Körper deckenden Pellicula, welche letztere gegenüber der vorigen eine starke Chitinisierung aufweist.

Das Corticalplasma des Armes besitzt nach den Meinungen der Forscher eine kontraktile Beschaffenheit. Es bildet hier ein Röhrchen, dessen Lumen aber in den Längsschnitten auffälligerweise nicht bemerkbar ist. Vom Vorhandensein des Lumens kann man sich in Querschnitten überzeugen. Dort kann man bemerken, daß in der Mitte des Armes ein kleines Kanälchen zieht. An der Seite dieses Kanälchens in der Kanälchenwand ist mit Benda'scher Färbung ein tiefviolett färbendes Körperchen, als Querschnitt eines in der Kanälchenwand laufenden Fädchens zu sehen. Dieses Fädchen verläuft folgendermaßen. Sein Anfang ist an der Basis des Armes, von dort zieht es hinauf bis zum im Armende befindlichen dichteren Plasma. Man kann auch solche Arme finden, wo diese Fibrille im oberen Teil verzweigend sich zu den am Rande der Eichel befindlichen Körnern fortsetzt. Das Vorkommen dieser Fibrille, wie es auch die Figuren zeigen, ist nicht bei allen Tieren zu konstatieren. — Die Natur dieser Fibrille ist unbestimmt. Prof. Apáthy hat im Jahre 1918 meine Präparate gesehen [1]) und hielt diese Fibrillen nach ihrem physikalischen Verhalten für Neurofibrillen. Die Fibrillen zeigen nämlich in zusammengezogenen Armen einen stark gewundenen Verlauf und in solchen Fällen sind an ihnen minimale Ösenbildungen bemerkbar, genau so, wie solche bei Neurofibrillen der *Hirudineen* vorkommen.

Man konnte noch diese Fibrillen nach dem Koltzoff'schen Prinzip als formbestimmende Fibrille auffassen. Wenn man aber diese sehr feine Fibrille mit der weit dickeren Pelliculahülle und mit der weit umfangreicheren und kompakteren Corticalplasmaröhre vergleicht, wird man ihr eine solche Funktion kaum zuschreiben. Sie scheint als ein ganz besonderes Zubehör des Ectoplasmas zu sein.

[1]) Vorgetragen in der Fachversammlung der Naturwiss. Klasse des „Erdélyi Museum Egyesület" (Siebenbürgischer Museumsverein) in Kolozsvár am 12. April 1918.

Digitized by Google

Am Basalteile des Saugröhrchens bildet sich ein Ring, welcher die Saugröhre umgibt, und durch welchen das Corticalplasma des Saugröhrchens sich in den Körper hinein fortsetzt. Ihr färberisches Verhalten ist dem Corticalplasma ähnlich. Ob die Pellicula bei dem Übergang nach dem Arme über diesem Ringe sich fortsetzt, konnte ich mit Sicherheit nicht unterscheiden. Jedenfalls ist die Körperpellicula mehr chitinisiert, sie hat ein anderes Aussehen, als diejenige des Armes. Unter dem Ringe bildet die Plasmasubstanz des Armes eine Lumenerweiterung.

Die Wurzel des Saugröhrchens dringt in den Körper in verschiedener Tiefe hinein. Ihr färberisches Verhalten besonders am verdünnten Ende ist ein anderes als beim übrigen Plasma des Armes. Sie endet im Entoplasma verjüngt; stellenweise ist im Entoplasma dort, wo die Wurzel sein Ende hat, eine kleine Vakuole, oder eine Kapillare zu bemerken.

Die Plasmasubstanz des Saugröhrchens hat nach Bütschli eine alveoläre Struktur, dem widerspricht Collin. Ich selbst habe eine alveoläre Struktur nicht gesehen. Übereinstimmend mit Collin halte ich sie für homogen.

Der Wurzelfortsatz des Saugröhrchens ist nach Filipjew und nach Collin bei *Tokophrya quadripartida* und *Tokophrya cyclopum* mit einer Plasmaschicht beziehungsweise „un collier de perles sidérophiles" umgeben. Collin zeichnet an *Discophrya steinii* (Pl. I, Fig. 2) ein „spiral granuleuse", bei *Paracineta crenata* (Pl. IV, Fig. 65, 66) „manchette-sidérophil", bei *Choanophrya* aber (Pl. IV, Fig. 73, 74) kommen nach ihm diese Gebilde nicht vor. Nach Collin verändert sich dieses Gebilde individuell. Individuelle Veränderungen in der feineren Struktur der *Suctorien* kann man überall bemerken; ich habe aber diese Schicht bei *Choanophrya* überall gefunden, aber sehr verschieden gebaut. In solchen Formen, die mit Aceton-Osmium fixiert wurden, waren die Wurzeln mit einer einheitlichen, mit Hämatoxylineisen grau gefärbten kontinuierlichen Hülle umgeben, in solchen Formen aber, welche mit Benda'schem Verfahren behandelt wurden, zeigte sich um die Wurzel ein System von doppeltspiralen Fädchen, an welchem körnige Anschwellungen bemerkbar waren. Es ist zu bemerken, daß der Lumenquerschnitt der Wurzel im ersten Falle breiter, im letzteren Falle aber enger ist. Diese Schicht kann vielleicht bei der Umfangveränderung des Wurzelkanals eine Rolle spielen. Wahrscheinlich wirkt sie als ein Antagonist gegen das Zusammenziehen der Wurzelwand. Die Kontraktionen der Wurzel wurden von mehreren Autoren beobachtet. Daß sich

Digitized by Google

die Wurzel stark zusammenziehen kann, konnte ich an mehreren Schnitten beobachten, es hat sich nämlich infolge der Wirkung der Fixierflüssigkeit die Wurzel so vehement zusammengezogen, daß sie den am basalen Teil des Armes befindlichen, also an der Körperoberfläche gelegenen Ring zerrissen und ins Körperinnere gezogen hat (Fig. 1). Man kann an mehreren Bildern sehen, daß durch das Zusammenziehen der Wurzel der äußere Teil des Saugröhrchens ins Körperinnere gezogen wurde. Durch die Annahme einer kontraktilen und einer elastischen als antagonistisch wirkenden Schicht bei der Bildung der Saugröhrchenwurzel ist der Mechanismus des Saugens leicht zu erklären.

Betreffs der Genese des Saugröhrchens gibt es, wie es bekannt ist, verschiedene Auffassungen. Ich denke mich der von Hertwig, Plate und Freipont anerkannten Auffassung anschließen zu müssen, da es mir gelungen ist, in den *Tokophrya*-Präparaten in den amöboiden und vermiformen Individuen derselben die Anlagen der Arme zu bemerken, diese sind also neu entstandene Differenzierungsprodukte des Protoplasmas.[1])

Was die Art der Ernährung betrifft, so haben schon Hartog und Collin bemerkt, daß das Tier auch voluminöse Partikelchen einnehmen kann. Das Ergreifen der Nahrung geschieht, wenn wir den morphologischen Aufbau des Armes betrachten, solcherweise, daß sich der Endteil des Saugröhrchens bei der Ausdehnung ausbreitet, da durch die voluminöse Verengerung des Armes die untere Hälfte des Endteiles immer und immer mehr zusammengezogen wird. Nach dem Anhaften des Endes wird der Arm ein wenig zurückgezogen, dadurch wird das Volumen der Pelliculahülle breiter, und der Endteil, da sich sein unteres Ende ausbreitet, oben mehr zusammengesperrt, und ergreift die Beute wie eine Zange. Bei diesem Akte ist das im Endteil befindliche Protoplasma behilflich, welchem wir eine secretive, ev. fermentative Funktion zuschreiben müssen.

Der Mechanismus des Saugens ist bei *Choanophrya* durch die von Hartog gegebene Erläuterung des Röhrchenendes noch nicht erklärt, wir müssen der Wurzel und der die Wurzel umgebenden, wahrscheinlich elastischen Schicht eine große Rolle zuschreiben.

---

[1]) Hertwig, R: Über den Bau und die Entwicklung der Podophrya gemmipara. Morphol. Jahrb. Bd. I 1876 p. 24—82 Taf. I.

Digitized by Google

Tafelerklärung.

Tafel 7.

Sämtliche Figuren sind von *Choanophrya infundibulifera* Hartog mit einem Zeichenapparat auf der Höhe des Objekttisches gezeichnet, sind zwar mit Objekt $^1/_{12}$" hom. Imm. Reichert, Huyghen's Oc. 4. Tubuslänge bei Fig. 1—3: 160 mm, bei Fig. 4: 145 mm. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 1. Tier mit Embryo. Stiel ist nur markiert. Links sind die Saugröhrchen, wo (beim untersten) man sehen kann, daß der Basalring zerrissen und in den Körper hineingezogen ist. Rechts oben sind Bakterien an der Pellicula. Die Körner im Entoplasma sind teilweise Secretionskörner mit Binnenstruktur. Unten ist ein Teil der Pellicula mit Stäbchen zu sehen.

Fig. 2. Ein kleineres Individuum ohne Stiel, mit gut differenzierten Armen, Armdetailen.

Fig. 3. Schnitt durch ein kleines Individuum.

Fig. 4a. Körperteil mit drei Saugröhrchen. Ectoplasmaverzweigung.

Fig. 4b. Saugröhrchen mit spitzem Entoplasma.

Fig. 4c. Saugröhrchen Längsstreifung an der Innenfläche des Endteiles (Pellicularrippen?)

Fig. 4d. Verschiedene Formen des Endteiles.

Fig. 4e. Querschnitte der Saugröhrchen.

Fig. 4f. Endteile der Saugröhrchen.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten in Hamburg.
Direktor: Ober-Med.-Rat Prof. Dr. NOCHT, Abteilungsvorsteher: Dr. E. REICHENOW.)

Über *Leptomonas ctenocephali*, *Trypanosoma lewisi* und pathogene Trypanosomenarten im Hundefloh.

Von

Dr. **Shigeru Yamasaki.**

(Hierzu Tafel 8 und 5 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

Digitized by Google

Einleitung.

Wir wissen, daß Flöhe die natürlichen Überträger einer Reihe nicht pathogener Trypanosomen sind, nämlich des *Trypanosoma lewisi* und einiger ihm nahestehender Arten. Außer bei dem Rattentrypanosom selbst, mit dessen Übertragungsweise sich ja zahlreiche Arbeiten beschäftigen, ist die Überträgerrolle von Flöhen nachgewiesen für das *Trypanosoma rabinowitschi* (= *criceti*) des Hamsters durch Nöller (1912), das *Trypanosoma duttoni* der Hausmaus, *Trypanosoma blanchardi* der Haselmaus und *Trypanosoma cuniculi* des Kaninchens durch Brumpt (1913) und wahrscheinlich gemacht auch für das *Trypanosoma talpae* des Maulwurfs durch Laveran und Franchini (1913). Diese Beispiele lassen vermuten, daß der gleiche Entwicklungsgang dem ganzen großen Formenkreis der Trypanosomen vom *Lewisi*-Typus zukommen dürfte. Wenn Flöhe für so zahlreiche Trypanosomenarten die wirbellosen Wirte sind, so muß sich die Frage aufdrängen, ob nicht auch die eine oder andere der pathogenen Arten in ihnen zur Entwicklung kommen und auf diese Weise von ihnen übertragen werden kann. Wir dürfen diese Möglichkeit hinsichtlich solcher Trypanosomenarten, bei denen wir bereits den Flöhen systematisch fernstehende natürliche Überträger kennen, nicht von vornherein ablehnen; hat sich doch bei dem Erreger der Chagas'schen Krankheit, dem *Schizotrypanum cruzi*, ergeben, daß es sich nicht nur in den Arten der Wanzengattung *Triatoma* (*Conorrhinus*) entwickelt, sondern auch in der gewöhnlichen Bettwanze und sogar in Zecken der Gattungen *Ornithodorus* und *Rhipicephalus* (Brumpt 1913, Neiva 1913, Mayer u. da Rocha-Lima 1914), und daß alle diese Arthropoden wenigstens für Versuchstiere infektiös werden.

Trotz der praktischen Wichtigkeit, die der Frage, ob pathogene Trypanosomen durch Flöhe übertragen werden können, zukommt, scheint man ihrer Lösung doch bisher noch nicht ernsthaft nachgegangen zu sein. Nur drei Untersuchungen in dieser Richtung, von denen sich zwei auf *Trypanosoma brucei* beziehen und eine sich mit *Trypanosoma evansi* befaßt, habe ich in der Literatur finden können. Möllers (1907) hielt gesunde Mäuse in der Nachbarschaft von anderen, die mit Naganaparasiten infiziert und stark mit Flöhen behaftet waren, und fand, daß die ersteren trypanosomenfrei blieben; eine Untersuchung der Flöhe auf etwaige Entwicklungsstadien der Trypanosomen führte er nicht aus. Strickland u. Swellengrebel (1910) machten, nachdem es ihnen gelungen war, *Trypanosoma lewisi*

Digitized by Google

auch rein mechanisch durch unmittelbare Übertragung der Flöhe von einer infizierten auf eine uninfizierte Ratte zu übertragen, den gleichen Versuch mit *Trypanosoma brucei*, doch blieb dieser trotz sechsmaliger Wiederholung negativ. Dagegen gelang MUSGRAVE u. CLEGG (1903) die mechanische Übertragung des Surraerregers durch Flöhe bei Hunden.

Bei meinen eigenen Untersuchungen über die Möglichkeit einer Übertragung pathogener Trypanosomen durch Flöhe, die ich auf Veranlassung von Herrn Dr. REICHENOW vornahm, habe ich Versuche rein mechanischer Übertragung ganz beiseite gelassen, da solche Versuche weder bei negativem noch bei positivem Ausfall viel beweisen. Mit der Möglichkeit der Überimpfung eines Blutparasiten, den wir mit der Injektionsspritze übertragen können, auch durch einen Blutsauger, wenn dieser von einem kranken unmittelbar auf ein gesundes Individuum übergeht, muß immer gerechnet werden, auch wenn zahlreiche dahingehende Versuche negativ ausfallen sollten; über die Häufigkeit eines solchen Vorgangs geben uns aber auch positive Ergebnisse keinen Aufschluß, schon aus dem Grunde, weil die Trypanosomen bei den kleinen Versuchstieren im Blute sehr viel zahlreicher aufzutreten pflegen, als beim Menschen oder denjenigen Tieren, deren eigentliche Krankheitserreger sie sind. Ich habe daher mein Augenmerk darauf gerichtet, ob eine Entwicklung oder wenigstens eine länger dauernde Lebensfähigkeit der pathogenen Trypanosomen bei den Flöhen zu beobachten ist.

Die Erfahrungen bei den nichtpathogenen durch Flöhe übertragenen Trypanosomen berechtigen zu der Voraussetzung, daß es von nebensächlicher Bedeutung ist, welche Flohart man zu solchen Versuchen wählt. *Trypanosoma lewisi* entwickelt sich in Ratten-, Mäuse-, Hunde- und Menschenflöhen und sogar in einem Vogelfloh. Seine Entwicklungsmöglichkeit ist bisher nachgewiesen in folgenden zahlreichen Arten: *Ceratophyllus fasciatus* (NUTTALL 1909, MINCHIN und THOMSON 1910, SWELLENGREBEL u. STRICKLAND 1910), *Xenopsylla cheopis* (WENYON 1913), *Ctenophtalmus agyrtes* (NUTTALL 1909), *Leptopsylla musculi* (NÖLLER 1912), *Ctenocephalus canis* (NÖLLER 1912, WENYON 1913), *Pulex irritans* (WENYON 1913) und *Ceratophyllus hirundinis* (BRUMPT 1913). Auch von dem *Trypanosoma rabinowitschi* ist festgestellt, daß es sich außer bei dem Floh des Hamsters, *Ctenophtalmus assimilis* auch bei dem Rattenfloh *Ceratophyllus fasciatus* und dem Hundefloh *Ctenocephalus canis* entwickelt (NÖLLER 1912). Der Hundefloh, der also gute Entwicklungsbedingungen wenigstens

Digitized by Google

für zwei Trypanosomenarten bietet, deren gewöhnlicher Überträger er jedenfalls nicht ist, erschien somit als ein brauchbares Versuchstier, um so mehr, als er durch geeignete Haltung von Hunden jederzeit in beliebiger Menge zur Verfügung steht.

Eine bedeutsame Fehlerquelle bei der Suche nach Entwicklungsstadien von Blutparasiten im Hundefloh bildet der Umstand, daß dieses Insekt zu einem hohen Prozentsatz von einer ihm eigentümlichen Flagellatenart, *Leptomonas ctenocephali*, infiziert zu sein pflegt, einem Flagellaten, der ja bekanntlich auch bei der Forschung nach der Entwicklung des Kala-Azar-Erregers eine verhängnisvolle Rolle gespielt hat. Es kam daher zunächst darauf an, über das Auftreten und die Entwicklungsformen dieses Parasiten völlige Klarheit zu gewinnen. Das Ergebnis dieser Untersuchung teile ich im ersten Abschnitt ausführlich mit, da die Kenntnis für jeden, der mit Flöhen experimentiert, von Wichtigkeit ist.

Um ferner aus eigener Anschauung ein kritisches Urteil zu gewinnen für die Entwicklungsformen eines Trypanosoms, die im Floh auftreten können, habe ich die schon in zahlreichen Arbeiten behandelte Entwicklung von *Trypanosoma lewisi* nochmals untersucht und habe dabei besonders hinsichtlich der Übertragungsweise einige Ergänzungen zu den Ergebnissen früherer Untersucher liefern können, die ich im zweiten Abschnitt mitteile.

In den weiteren Abschnitten sind die Ergebnisse mit pathogenen Trypanosomenarten dargestellt. Ich habe für die Versuche fünf einander möglichst fernstehende und besonders in der Art der Übertragung sich unterscheidende Arten ausgewählt, an erster Stelle *Schizotrypanum cruzi*, bei dem die Aussicht auf einen positiven Erfolg am größten schien, in Hinblick darauf, daß diese Art in systematisch einander sehr fernstehenden Arthropoden zur Entwicklung kommt. Von den afrikanischen Trypanosomen, die ja in dem Punkte übereinstimmen, daß sie von den gleichen oder einander verwandtschaftlich nahestehenden Insekten, nämlich den Arten der Gattung *Glossina* übertragen werden, wurde nur eine Art, *Trypanosoma brucei*, herangezogen. Als dritte Versuchsart wählte ich *Trypanosoma equinum*, Erreger des Mal de Caderas, dessen natürliche Übertragungsweise noch nicht aufgeklärt ist, als vierte *Trypanosoma equiperdum*, den Dourineerreger, dessen Übertragung gewöhnlich überhaupt ohne Vermittlung eines Blutsaugers erfolgt, und als fünfte schließlich *Trypanosoma evansi*, den Surraerreger, bei welchem dem übertragenden Insekt nur eine mechanische Rolle zufällt.

Digitized by Google

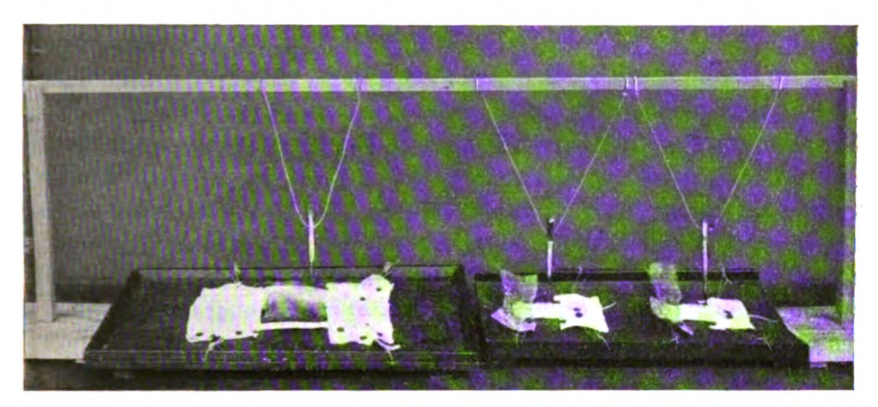
Technik.

Die für meine Versuche verwendeten Hundeflöhe entstammten einer im Tropeninstitut vorhandenen Flohzucht, die dort schon vor einer Reihe von Jahren von Prof. NÖLLER während seiner Tätigkeit an dem Institute eingerichtet worden war. Diese Einrichtung besteht einfach darin, daß ein paar Hunde in einem abgeschlossenen kleinen Raum auf einer dichten Unterlage von Torfmull, der den Flohlarven geeignete Lebensbedingungen bietet, gehalten werden.

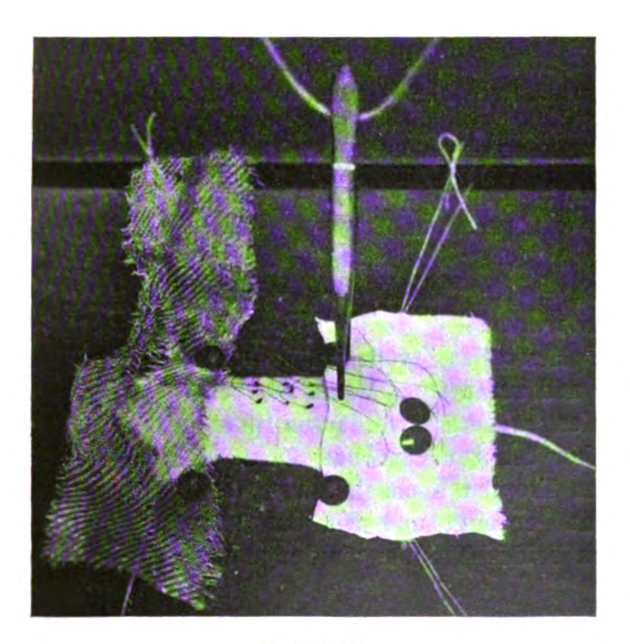
Ist der Floh von Natur aus eins der zum Experimentieren schwierigsten Objekte unter allen Blutsaugern, so ist er durch die bekannte Einführung der Fesselungsmethode des „Flohzirkus" in die wissenschaftliche Technik von seiten NÖLLER's zu dem allerbequemsten für die Handhabung geworden. Ich habe die Fesselung in der von NÖLLER (1912) ausführlich beschriebenen Weise ausgeführt und kann daher auf nähere Angaben verzichten. Eine Hauptschwierigkeit beim Füttern der gefesselten Flöhe am Versuchstier liegt darin. daß das aufgespannte Tier nicht ruhig genug liegt und daß infolge seiner Zuckungen die Drähte umkippen, wodurch die Flöhe beim Saugakt fortwährend gestört werden. NÖLLER hat, um diesem Übelstande abzuhelfen, besondere Spannbretter hergestellt, die er in seiner zweiten Mitteilung (1914) beschreibt. Ich bin jedoch bei allen Versuchstieren (Mäusen, Ratten und Meerschweinchen) mit gewöhnlichen Holzbrettern ausgekommen, indem ich für jedes Tier zwei breite Streifen aus starker Leinwand oder aus Drahtgaze verwandte, von denen das eine über den Vorderkörper, das andere über den Unterleib straff gespannt und dicht seitlich am Körper mit Reißnägeln festgesteckt wurde. Zwischen beiden Streifen blieb ein genügend breiter Raum zum Ansetzen der Flöhe frei, wie das die beiden Textfiguren zeigen. Wenn der Leib in dieser Weise festgelegt wird, braucht man die Beine nicht ganz straff anzubinden, so daß eine geringe Bewegungsfreiheit der Gliedmaßen und des Kopfes verbleibt; und das hat zur Folge, daß die Tiere durch das Aufspannen viel weniger angestrengt werden und daß sie stundenlanges Liegen gut vertragen. Der durch die beiden Streifen festgehaltene Körper kann nur noch sehr geringe Zuckungen ausführen, und daß hierdurch ein Umkippen der Drähte herbeigeführt würde, habe ich durch Aufstellen der Spannbretter unter einem sehr einfachen Gestell verhindert, dessen Einrichtung die Textfigur A zeigt. Es besteht aus einer in 35 cm Höhe auf zwei verschiebbaren Trägern ruhenden Leiste, an der einige Pinzetten mit Fäden so aufgehängt

Digitized by Google

sind, daß sie nur seitliche Pendelbewegungen ausführen können. Die Enden der Pinzetten reichen bis etwa zur Höhe von $^1/_2$ cm über der Körperoberfläche der Versuchstiere herab, und zwischen



Textfig. A.



Textfig. B.

den beiden Schenkeln sind die Drähte mit den Flöhen aufgestellt (Fig. B). Beginnt beim Zucken des Tieres einer der Drähte zu kippen, so fällt er gegen einen Schenkel der Pinzette, der zunächst

Digitized by Google

ein wenig nachgibt und dann beim Zurückpendeln den Draht wieder in seine normale Stellung schiebt.

Im Gegensatz zu Nöller's Angaben habe ich gefunden, daß tägliches halbstündiges Ansetzen der Hundeflöhe an die Versuchstiere für ihr Gedeihen völlig ausreichend ist, wobei man auch öfter einen Fasttag einschieben kann. Unbedingt erforderlich ist dabei aber, daß die Aufbewahrung der Flöhe in feuchter Luft geschieht. Wie Nöller habe ich die Tiere in tiefen Petrischalen auf Watte untergebracht und mit Watte bedeckt. Man kann in einer solchen Schale zahlreiche Tiere nebeneinander, wie in einem Stalle, aufstellen; eine Verwechslung der einzelnen ist ja nicht zu befürchten, da sie ihren Platz nicht verlassen können. Die Petrischalen wurden zusammen mit einem Näpfchen Wasser unter eine große Glasglocke gestellt.

Die Untersuchung auf das Vorhandensein von Flagellaten erstreckte sich einerseits auf den Kot der Flöhe, andererseits auf den Inhalt herauspräparierter Därme und schließlich auf ganze Flöhe in Schnittpräparaten. Der während des Saugens von den Flöhen abgelegte Kot wurde mit einer Spur Kochsalzlösung verdünnt ausgestrichen und dann in der üblichen Weise mit Giemsalösung gefärbt. Erfolgt die Kotablage nicht von selbst, so läßt sie sich erzielen, indem man mit der Spitze der Präpariernadel leicht über den After streicht. Beim Saugenlassen von Flöhen an infizierten Versuchstieren habe ich die erfolgte Aufnahme von Trypanosomen durch den Blutsauger dadurch sichergestellt, daß ich die Insekten so lange habe sitzen lassen, bis in dem ausgeschiedenen Kot die Trypanosomen nachzuweisen waren.

Bei der Herstellung von Präparaten mit dem Inhalt herauspräparierter und zerzupfter Därme machen sich die größeren oder geringeren Mengen noch unverdauten Blutes sehr störend bemerkbar. Ich habe daher den zunächst nur leicht angerissenen Darm erst in einem kleinen Tropfen Kochsalzlösung abgespült und dadurch von frischem Blut gereinigt und ihn dann in einem zweiten Tropfen zerzupft; von beiden Tropfen wurden darauf Präparate angefertigt.

Leptomonas ctenocephali.

Schon zahlreiche Forscher haben sich mit den beim Hundefloh häufig anzutreffenden Darmparasiten beschäftigt, die von Fantham (1912) den Namen *Leptomonas ctenocephali* erhalten haben. Leptomonaden sind bei einer ganzen Reihe von Floharten gefunden worden

Digitized by Google

(*Ctenocephalus felis, Xenopsylla brasiliensis, Xenopsylla cleopatrae, Pulex irritans, Ceratophyllus alladinis, Ceratophyllus columbae, Ceratophyllus gallinae, Ceratophyllus fasciatus, Ceratophyllus sciurorum, Ctenophtalmus agyrtes, Leptopsylla musculi* — vgl. die Literaturzusammenstellungen bei Nöller 1914 und Lavier 1921), und z. T. hat man sie als besondere Arten benannt. Wie weit diese Artunterscheidung zu Recht besteht, läßt sich zurzeit nicht entscheiden, da die morphologischen Angaben der Autoren hierzu nicht ausreichend sind und vielleicht die Morphologie allein hierbei überhaupt versagt. Jedenfalls ist es nicht wahrscheinlich, daß jeder Flohart eine besondere *Leptomonas*-Art zukommt; dagegen spricht schon das Verhalten der von den Flöhen übertragenen Trypanosomen: Wenn *Trypanosoma lewisi* sich in zahlreichen Floharten entwickeln kann, so dürfen wir die gleiche Fähigkeit auch bei *Leptomonas ctenocephali* vermuten.

Wie dem auch sei, jedenfalls kommt den im Darme des Hundeflohs auftretenden Leptomonaden eine besondere Bedeutung in der parasitologischen Forschung zu, nachdem Basile (1910, 1911) und Sangiorgi (1911) diese Flagellaten als Entwicklungsformen des Kala-Azar-Erregers angesprochen haben und im Anschluß hieran ein langer Streit für und wider entbrannt ist, der auch heute noch nicht als endgültig entschieden zu betrachten ist. Den stärksten Einwand gegen die Identität von *Leptomonas ctenocephali* mit *Leishmania* schien zunächst der von mehreren Forschern (Nöller 1912, Wenyon 1912) erbrachte Nachweis zu bilden, daß die Flohparasiten auch in Kala-Azar-freien Ländern verbreitet sind. Doch die Angaben von Laveran und Franchini und von Fantham und Porter (1915), daß es ihnen gelungen sei, Versuchstiere (Mäuse, Meerschweinchen, Hunde) mit diesen Flagellaten zu infizieren, legten wieder den Gedanken nahe, daß *Leptomonas ctenocephali* doch unter gewissen Bedingungen auf Säugetiere und vielleicht auch auf den Menschen übertragbar sei. Die überraschenden Ergebnisse dieser Forscher, die auch noch mit einer Reihe anderer Insektenleptomonaden erzielt wurden, konnten jedoch von zahlreichen Nachuntersuchern (Wenyon 1914, Nöller 1917, Chatton 1919, Tyzzer und Walker 1919, Hoare 1921) nicht bestätigt werden. Sie gaben aber Basile (1920) Veranlassung, seine Auffassung von der Übertragung der *Leishmania* durch den Hundefloh erneut zu vertreten. In dieser neuen Arbeit gibt er an, daß die von ihm im Floh gefundenen, als Entwicklungsformen von *Leishmania* betrachteten Flagellaten mit den Kulturformen von *Leishmania* morphologisch übereinstimmen, während sie sich von den *Leptomonas*-Arten anderer Flöhe unterscheiden. Ein morphologischer

Digitized by Google

Vergleich von *Leptomonas ctenocephali* und *Leishmania* ist von anderer Seite noch kaum versucht worden; nur Chatton (1919) gibt als bezeichnenden Unterschied in der Kultur das Vorkommen schlanker Flagellaten von gedrehter Körperform bei *Leptomonas ctenocephali* an.[1]) Für diesen Vergleich ist allerdings eine genaue Beschreibung der Flohflagellaten Vorbedingung, und eine solche ist bisher nicht gegeben worden. Diejenigen Autoren, die überhaupt auf die Morphologie eingehen (z. B. Nöller 1912, 1914), machen nur kurze Angaben, und auch die neue Arbeit von Shortt (1923) beschränkt sich im wesentlichen auf Größenangaben von den einzelnen Formen. Ich werde daher zunächst meine eigenen Befunde an *Leptomonas ctenocephali* darstellen, dann zu der Frage der Unterscheidungsmöglichkeit von *Leishmania* übergehen und schließlich das Ergebnis einiger Übertragungsversuche auf Säugetiere mitteilen.

Bei 420 Flöhen, die ich von April bis Oktober 1922 zur Fesselung verwendet habe, wurde das Vorhandensein oder Fehlen von *Leptomonas ctenocephali* vermerkt und es ergab sich, daß von diesen Tieren 100 infiziert waren, was einem Prozentsatz von 23,8 entspricht. Ein merklicher Einfluß der Jahreszeiten auf die Infektionsstärke zeigte sich nicht, wie die folgende Zusammenstellung ergibt:

Vom	5./IV.—26./IV.	untersucht	147	Flöhe,	davon	infiziert	40 = 27,2	Proz.
„	29./V. —13./VII.	„	127	„	„	„	29 = 22,8	„
„	18./IX.—28./X.	„	146	„	„	„	31 = 21,2	„

Allerdings kamen ja auch keine wesentlichen Temperaturschwankungen in Frage, da die Flohhunde in einem geschlossenen Raume gehalten wurden. Die geringe Abnahme des Prozentsatzes ist wohl nur zufällig, sie zeigt aber deutlich, daß jedenfalls eine Zunahme der Zahl infizierter Flöhe, die man unter den abgeschlossenen Verhältnissen des Zuchtstalles vermuten könnte, nicht erfolgt ist. Auch andere Autoren haben die *Leptomonas* des Hundeflohs stets häufig angetroffen. So gibt Nöller bei Flöhen von Hunden des Instituts für Infektionskrankheiten in Berlin eine Infektion von 12 Proz. an und Chatton hat unter den von einem Hunde abgesuchten Flöhen sogar 75 Proz. infiziert gefunden.

Der Sitz der Flagellaten im Floh ist der Enddarm und die Rektalblase. In der letzteren finden die Parasiten offenbar die günstigsten Lebensbedingungen. Sie überwiegen hier gewöhnlich stark und können bei schwacher Infektion in der Blase ganz allein

[1]) Eine eingehende Untersuchung der Unterschiede zwischen den beiden Flagellaten wurde jedoch von Tyzzer und Walker (1919) ausgeführt, deren Veröffentlichung mir erst während der Drucklegung meiner Arbeit zugänglich geworden ist.


Digitized by Google

vorhanden sein. Das macht uns verständlich, daß Chatton als Sitz nur die Rektalblase angibt. Besteht eine geringe Infektion des Enddarms, so sitzt die Hauptmasse im Anfangsteil nahe der Einmündungsstelle der Malpighi'schen Gefäße, was auch Nöller erwähnt. In den Gefäßen selbst habe ich sie nicht gefunden. In solchen Fällen können wir also zwei getrennte Ansiedlungen finden, eine am Beginn des Enddarmes, die andere in der Rektalblase. Bei starker Infektion bilden die Flagellaten jedoch einen ununterbrochenen dicken Wandbelag vom Anfang des Enddarmes bis zum After und können den Hohlraum dieser Teile des Darmkanals völlig ausfüllen. In der Rektalblase bleiben aber auch bei stärkster Infektion die Rektaldrüsen stets parasitenfrei. Nöller (1912) gibt an, einmal auch im Mitteldarm „einen Parasitenhaufen" gesehen zu haben. Es kann sich hierbei nur um einen Ausnahmebefund handeln, denn ich habe eine solche Beobachtung nicht gemacht. Gerade das Fehlen im Mitteldarm ist ein bezeichnender Unterschied zu dem Verhalten von *T. lewisi*, worauf ich im nächsten Abschnitt noch zurückkomme.

Wenden wir uns nun der Morphologie der Leptomonaden zu. Zuerst wurden im Flohkot (von Swellengrebel und Strickland 1910) die kleinen ovalen geißellosen Stadien gesehen, dann wurden von Nöller (1912) diesen in der Form ähnliche begeißelte Formen beschrieben und abgebildet. Laveran und Franchini (1919) geben zuerst Abbildungen auch von schlanken langgestreckten geißeltragenden Formen, die Nöller vorher (1914) nur bei Flohlarven angetroffen hatte. Shortt (1923) unterscheidet neben den langen und kurzen begeißelten zweierlei unbegeißelte Formen, größere ovale von 4,8 μ Länge und 3,2 μ Breite und sehr kleine runde 2 μ große, welche letzteren die der Übertragung dienenden Stadien sind.

Im Kot infizierter Flöhe finden sich regelmäßig neben den geißellosen auch die kurzen gedrungenen Flagellatenformen, während die schlanken Flagellaten dort seltener auftreten. Dieser Umstand erklärt uns, daß sie von Nöller überhaupt nicht beobachtet worden sind. Im Darme des Flohs kommen alle Formen nebeneinander vor, und ebenso auch in Kulturen außerhalb des Tierkörpers. Solche Kulturen auf Blutagar sind bei der vorliegenden Art bereits mehreren Autoren gelungen (Nöller 1917, Laveran und Franchini 1919, Chatton 1919, Tyzzer und Walker 1919, Shortt 1923), weshalb ich auf das Verfahren nicht näher einzugehen brauche. Bemerkt sei nur, daß ich den Inhalt des nach oberflächlicher Sterilisierung des Flohes herauspräparierten Darmes nicht in Röhrchen ver-

Digitized by Google

impfte, sondern in einer Aufschwemmung mit 0,5 proz. Kochsalzlösung unmittelbar auf Blutagarplatten ausstrich, von wo dann kleine steril wachsende Kolonien zunächst zur weiteren Anreicherung in Röhrchen übertragen wurden. Die Weiterzüchtung erfolgte in Röhrchen und auf Platten.

Die Unterscheidung von vier verschiedenen Formen, die, wie oben wiedergegeben, von SHORTT vorgenommen wird, ist durchaus künstlich; zwischen den verschiedenen geißeltragenden Formen finden wir eine ununterbrochene Reihe von Übergängen, wie ein Blick auf die Tafelfiguren lehrt (vgl. Fig. 1—6 u. 10—16), und das gleiche ist zwischen den großen und kleinen geißellosen Individuen der Fall. Die ganz schlanken Flagellaten sind die freischwimmenden Individuen; sie finden sich daher besonders zahlreich unter den Bedingungen der Kultur, wo größere Flüssigkeitsmengen zur Verfügung stehen. Die an der Darmwand, bzw. in der Kultur an der Agarschicht, festsitzenden Individuen erscheinen dagegen in verschiedenem Grade verkürzt, und so finden wir in der allgemeinen Körperform alle Übergänge von einer fadenförmigen (Fig. 1, 2, 10, 11) über eine spindelförmige (Fig. 3, 4, 5, 13, 14, 15) zu einer ovalen Gestalt (Fig. 6, 16).

Die schlanken Flagellaten sind ziemlich häufig durch eine schraubenartige Drehung des Körpers ausgezeichnet. Diese Eigentümlichkeit ist bei den Kulturformen bereits CHATTON aufgefallen. Sie findet sich aber auch bei den Flagellaten im Floh, wo sie merkwürdigerweise noch von keinem Untersucher gesehen worden ist, und zwar kommt sie nicht nur bei Individuen im Darm, sondern auch bei den im Kot auftretenden vor. Allerdings ist diese Schraubenform in den Kulturen viel auffälliger, da hier die Zahl der Windungen größer sein kann (Fig. 10, 11) als im Wirtstier (Fig. 1, 2). SHORTT hat auffallenderweise das Auftreten schlanker gedrehter Formen nur nach Einspritzung der Flagellaten in den Milchsaft einer Euphorbie (*E. royleana*) gesehen, in der eine Weiterentwicklung dieser *Leptomonas*-Art erfolgt. Da diese Gestalt der der Euphorbien-Leptomonaden entspricht, so schließt er aus seiner Beobachtung irrtümlich auf einen formbestimmenden Einfluß des betreffenden Mediums.

Vorder- und Hinterende sind bei den schlanken Flagellaten gewöhnlich stark zugespitzt; am Vorderende kann dadurch manchmal der Eindruck erweckt werden, als ob eine kurze undulierende Membran vorhanden wäre. Tatsächlich kommen aber „*Crithidia*-Formen“ nicht vor. Bei den gedrungeneren Flagellaten ist die Zu-

Digitized by Google

spitzung meist weniger scharf, besonders ist das Vorderende oft breit gerundet (Fig. 5, 15), und die kürzesten Individuen sind ja überhaupt von ovalem oder auch kreisförmigem Umriß.

Der Kern der schlanken Individuen liegt meist etwa am Ende des ersten Körperdrittels, jedenfalls in der vorderen Körperhälfte; je gedrungener der Flagellat, um so mehr rückt der Kern nach hinten, so daß er bei den ovalen Formen sich nahe am Hinterende befindet. Der Blepharoplast liegt fast stets dem Kerne stark genähert, die Entfernung zwischen beiden schwankt zwischen 1,7 und 4 μ und beträgt meist etwa 2 μ.

Ein Vergleich der Flagellatenformen aus dem Floh und aus der Kultur zeigt uns einige morphologische Unterschiede. Diese beziehen sich, abgesehen von der schon erwähnten stärkeren Ausbildung der Schraubenform, auf die Größe des Körpers und auf die Länge der Geißel. In der Kultur werden die Flagellaten bedeutend größer, und die Geißel ist nicht nur an sich, sondern auch im Verhältnis zur Körpergröße länger als im Floh, wie das schon ein Blick auf die Tafel beim Vergleich der Fig. 1—6 u. 10—16 erkennen läßt. Die längste Form, die ich in der Kultur fand, maß ohne Geißel 21,7 μ, ihre Geißel vom Blepharoplast an gerechnet 20 μ, die längste Form im Flohdarm 15 μ mit 11,7 μ langer Geißel. Tatsächlich ist in der Kultur die Geißel meist länger als der Körper, manchmal sogar erheblich (das äußerste Maß zeigte ein 12,5 μ langer Flagellat mit 19,5 μ langer Geißel); im Floh dagegen ist die Geißel fast stets kürzer als der Körper. Als Durchschnitt läßt sich etwa angeben in der Kultur für die Körperlänge 14,5 μ, für die Geißel 16 μ, im Floh für die Körperlänge 11 μ, für die Geißel 9—10 μ.

Die geißellosen Stadien entsprechen in der Morphologie den ovalen oder runden Flagellatenformen und unterscheiden sich von ihnen im wesentlichen durch das Fehlen der Geißel. Auch bei ihnen liegt daher der Kern dem Hinterende genähert oder auch vollständig an (Fig. 7, 8, 17). Bei den kleinsten Formen ist der Blepharoplast ganz an den Vorderrand des Kernes herangerückt, so daß er oft nur bei genügend kräftiger Färbung durch seinen schwärzlich-roten Farbton neben dem helleren Kerne erkennbar ist (Fig. 8). Shortt hat ihn in solchen Fällen häufig vermißt, vermutet aber sehr richtig, daß er dann nur durch den Kern verdeckt sei. Tatsächlich fehlt er niemals in färberisch gut gelungenen Präparaten. Ich vermute, daß es sich bei den von Basile (1920) angegebenen Fällen von Leishmanien ohne Blepharoplast um entsprechende Verhältnisse handelt. Eine Eigentümlichkeit, die man an den unbegeißelten Stadien mit

Digitized by Google

großer Regelmäßigkeit beobachtet, ist eine spaltförmige Einsenkung am Vorderende. Im Präparat erscheint es, als ob das Vorderende in zwei Hälften auseinanderklafft (Fig. 7, 8, 17); in Wirklichkeit handelt es sich aber offenbar um eine trichterförmige Vertiefung, die sich genau an der Stelle befindet, an der sonst die Geißel eingepflanzt ist und die sich gewöhnlich bis dicht an den Blepharoplasten erstreckt. Ob diese Bildung mit der Art der Befestigung der Geißel oder mit deren Entstehung im Zusammenhang steht, oder ob sie den an der Darmwand festsitzenden Formen als Haftorganell dient, darüber kann ich nichts aussagen.

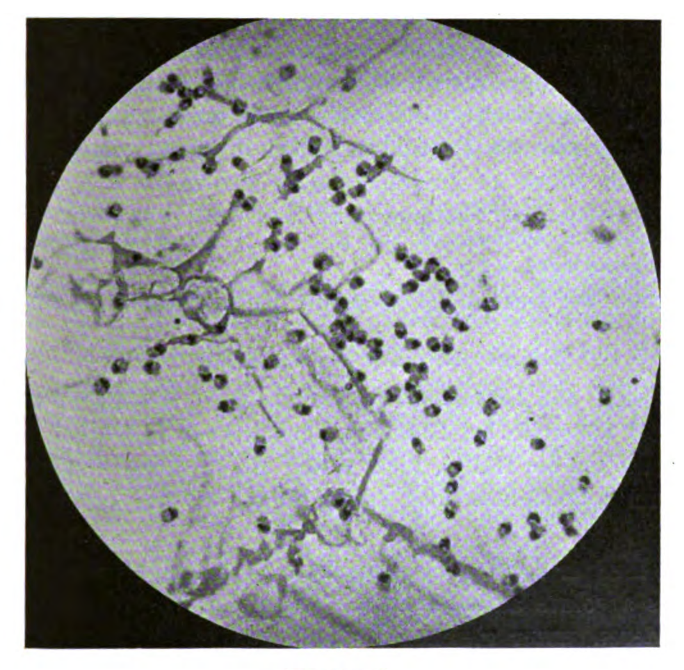
Über den Entwicklungsgang der *Leptomonas* gibt uns den besten Aufschluß die Untersuchungen der Kulturen, in denen, wie sich aus der Übereinstimmung der morphologischen Bilder ergibt, die Entwicklung offenbar ganz gleichartig verläuft wie im Floh. Die Vermehrung erfolgt durch Zweiteilung. Gelegentlich kann es zwar zu erneuter Kernteilung vor der Durchschnürung des Protoplasmakörpers kommen, und es können so Individuen mit drei oder vier Kernen auftreten (Fig. 22, 23); von dem Vorkommen einer eigentlichen Schizogonie, etwa wie bei *Trypanosoma lewisi* im Rattenblut, kann man jedoch nicht sprechen. Es können sich sowohl die schlanken freischwimmenden Flagellaten, wie die gedrungeneren, an der Agarfläche (bzw. an der Darmwand) festsitzenden teilen. Im letzteren Falle kommt es infolge schneller Aufeinanderfolge der Teilungen häufig zwischendurch gar nicht zur Bildung der neuen Geißeln, so daß auf diese Weise Haufen unbegeißelter Individuen eutstehen, die sich dann schließlich, wenn eine Pause in der Vermehrung eintritt, alle gleichzeitig in langgestreckte Flagellaten umwandeln. Diese Vermehrungsweise erinnert also außerordentlich an die von *Schizotrypanum* in den Geweben der Säugetiere. Wir dürfen aber nicht, ebensowenig wie bei anderen verwandten Flagellaten, z. B. auch bei den Entwicklungsstadien der Trypanosomen in Evertebraten oder in Kulturen, alle in den Präparaten auftretenden Rosetten als aus der Teilung eines Individuums hervorgegangene Sprößlinge betrachten. Diese Rosetten kommen vielmehr dadurch zustande, daß die Flagellaten im Präparat bündelweise von der Wand, an der sie festsaßen, losgerissen worden sind, und sie haften wohl auch keineswegs immer unmittelbar mit den Geißelenden aneinander, sondern sind sicher oftmals durch kleine mit abgerissene Teilchen des Substrats, in dem die Geißeln verankert sind, verbunden.

Diese Vermehrungsweise teils im freibeweglichen, teils im festsitzenden Zustande erklärt uns die große Mannigfaltigkeit der

Digitized by Google

Teilungsbilder, die uns in den Präparaten begegnen, sie macht uns verständlich, daß wir Teilungen bei allen Formen von den schlanken bis zu den ovalen Flagellaten (Fig. 18—21) und den geißellosen Individuen (Fig. 9) antreffen.

Unter den im Kot der Flöhe auftretenden unbegeißelten Formen sind offenbar nur die allerkleinsten, die sich dort oft in großen Massen ungemischt mit anderen Stadien vorfinden (Textfig. C), diejenigen, die der Übertragung auf andere Wirtstiere dienen, und



Textfig. C.

insofern besteht die Unterscheidung SHORTT's zwischen großen und kleinen geißellosen Formen zu Recht. Diese kleinen Formen sind, wie schon gesagt, durch die dichte Anlagerung des Blepharoplasten an das Vorderende des Kernes ausgezeichnet. Bei ihnen müssen wir auch wohl das Vorhandensein einer feinen Cystenhülle annehmen, obgleich sich eine solche nicht nachweisen läßt. Für das Vorhandensein spricht jedenfalls die Widerstandsfähigkeit gegen Austrocknung. Bei der *Leptomonas* aus *Pulex irritans* hat WENYON (1912) die entsprechenden Stadien noch nach 24stündiger Trockenheit zur Weiterentwicklung im Kulturmedium gebracht.

Digitized by Google

Für den morphologischen Vergleich des Hundeflohparasiten mit dem Kala-Azar-Erreger habe ich einerseits die Kulturform von *Leptomonas ctenocephali*, andererseits eine mir von Herrn Prof. M. MAYER freundlichst zur Verfügung gestellte Kultur von *Leishmania donovani* verwendet; denn ein Vergleich der im Floh selbst vorkommenden Formen mit Kulturformen von *Leishmania* ist nach den obigen Feststellungen über die Verschiedenheiten bei der gleichen Art im Insekt und im künstlichen Medium nicht angängig. Bei *Leishmania* habe ich mehrere Präparate von Kulturen verschiedenen Alters untersucht, dabei aber keine anderen morphologischen Verschiedenheiten, als höchstens geringe Abweichungen in der Größe festgestellt, insofern als die Flagellaten bei fortschreitendem Alter der Kultur etwas kürzer und dafür etwas breiter werden. Für eine 12 Tage und eine 33 Tage alte Kultur ergeben sich z. B. folgende Werte:

	12 Tage:	33 Tage:
Länge:	8,3—13 μ, durchschnittl. 10,5 μ	6,3—11 μ, durchschnittl. 9 μ;
Breite:	durchschnittl. 2,2 μ	2,7 μ.

Vergleichen wir hiermit die Größe der Kulturflagellaten von *L. ctenocephali:*

Länge: 11,7—21,7 μ, durchschnittl. 14,5 μ,

so zeigt sich, daß *Leishmania* im Durchschnitt wesentlich kleiner ist. Die Geißel übertrifft bei *Leishmania* den Körper bedeutend an Länge, meist etwa um die Hälfte, nicht selten ist sie sogar doppelt so lang; sie ist im allgemeinen also etwas länger als bei *Leptomonas ctenocephali.*

Die hier für *Leishmania* gemachten Größenangaben sind natürlich nicht als absolute aufzufassen, sie haben nur Vergleichswert gegenüber anderen unter gleichen Bedingungen gezüchteten Flagellaten. Wenn die Größenmessungen anderer Autoren von den meinen abweichen, so erklärt sich dies aus Verschiedenheiten des Kulturverfahrens, z. B. Verwendung verschiedener Blutarten.

Wichtiger als die Größenunterschiede sind diejenigen, welche die Körperform und die Lage des Kernes und des Blepharoplasten betreffen. Bei *Leishmania* ist das Vorderende mehr oder weniger breit abgerundet, ein so stark zugespitztes Vorderende, wie es sich bei den schlanken Formen der Hundeflohflagellaten in der Regel findet (Fig. 1, 2, 10, 11), kommt dort nur selten vor. Wir dürfen bei der Feststellung dieses Unterschiedes aber nicht vergessen, daß die kürzeren Formen des Flohparasiten gleichfalls am Vorderende abgerundet sein können. Viel bezeichnender ist daher die bei *Leptomonas*

Digitized by Google

ctenocephali häufig vorhandene schraubenförmige Drehung des Körpers, die bei *Leishmania* niemals zur Beobachtung kommt, ein Unterschied, auf den bereits CHATTON (1919) aufmerksam gemacht hat. Von den Unterscheidungsmerkmalen das wichtigste, weil es durchgängig fast an jedem Individuum festzustellen ist, ist aber die Lage des Kernes. Während der Kern, wie wir gesehen haben, bei *L. ctenocephali* in der vorderen Körperhälfte liegt, finden wir ihn bei *Leishmania* fast immer hinter der Körpermitte. Meist ist er dem Hinterende so stark genähert, daß dies schon auf den ersten Blick erkennbar ist; in anderen Fällen ergibt eine vergleichende Messung der Entfernung vom Kern zum Vorder- und Hinterende, daß der letztere Wert regelmäßig der kleinere ist. Da andererseits der Blepharoplast ebenso wie bei *Leptomonas ctenocephali* dem Vorderende stark genähert ist (er liegt ihm sogar im Durchschnitt noch etwas näher, etwa 2,5 μ entfernt gegen 3 μ bei dem Flohflagellaten), so ergibt sich, daß die Entfernung zwischen Kern und Blepharoplast bei *Leishmania* erheblich größer ist.[1])

Nachdem sich durch diese Gegenüberstellung die deutliche morphologische Unterscheidbarkeit der Hundeflohparasiten von *Leishmania* gezeigt hat, bleibt die Frage zu entscheiden, ob die von BASILE im Hundefloh gefundenen Formen mit *L. ctenocephali* oder, wie es BASILE in seiner neuen Arbeit (1920) nachzuweisen sucht, mit *Leishmania* übereinstimmen. Die geißellosen Stadien müssen wir dabei wegen ihres zu wenig charakteristischen Aussehens als zum Vergleich ungeeignet beiseite lassen. Die geißeltragenden Formen vergleicht BASILE selbst mit den von verschiedenen Forschern aus anderen Floharten beschriebenen Flagellaten und findet, daß die letzteren nach den Angaben der betreffenden Autoren durchweg größer sind und auch sonstige morphologische Unterschiede zeigen. Aus diesem Ergebnis kann man nun wohl keinen weitergehenden Schluß ziehen als den, daß dadurch die Artverschiedenheit der im Hundefloh gefundenen Flagellaten von denen anderer Floharten wahrscheinlich gemacht wird. Andererseits findet BASILE aber eine völlige Übereinstimmung seiner Formen aus dem Hundefloh mit den Flagellaten

---

[1]) TYZZER und WALKER (vgl. Fußnote S. 144) haben gleichfalls auf die schraubig gedrehte Körperform von *L. ctenocephali* hingewiesen. Auch ihre Angaben über Körpergröße und Geißellänge, sowie über die Lage des Kerns und des Blepharoplasten stimmen in der Hauptsache mit meinen Beobachtungen überein. Sie geben ferner noch Verschiedenheiten in der Vermehrungsgeschwindigkeit und Beweglichkeit der Kulturformen, sowie bezüglich des Einflusses der Temperatur auf deren Wachstum an.


Digitized by Google

einer *Leishmania*-Kultur. Die von ihm abgebildeten Kulturflagellaten von *Leishmania* zeigen allerdings zumeist ein sehr stark zugespitztes Vorderende, und ich möchte bezweifeln, daß derartige Individuen in der Kultur sich in einem gleichhohen Prozentsatz finden wie auf der Tafel BASILE's. Immerhin lassen sie der Mehrzahl nach die für *Leishmania* bezeichnende Lagerung des Kernes dem Hinterende genähert erkennen. Die Flagellaten, die BASILE aus dem Flohdarm abbildet, zeigen aber umgekehrt fast alle gerade den Kern mehr dem Vorderende genähert. Eine Identität ist also keineswegs vorhanden, und die Flohdarmflagellaten zeigen von den *Leishmania*-Kulturflagellaten nach BASILE's eigenen Abbildungen genau den Unterschied, den wir oben als wesentlich zwischen *L. ctenocephali* und *Leishmania* festgestellt haben. Auch nach den sonstigen morphologischen Angaben stimmen BASILE's Flohflagellaten völlig mit *L. ctenocephali* überein, so in der nahen Nachbarschaft von Kern und Blepharoplast und in der Größe, die mit 9—11 μ angegeben wird, so daß es sich zweifellos um nichts anderes als um diese *Leptomonas*-Art handelt.

Zu Beginn des Abschnittes wurde schon darauf hingewiesen, daß die vermuteten Beziehungen der Hundeflohflagellaten zu *Leishmania* eine besondere Stütze durch die Angaben von LAVERAN u. FRANCHINI (1913, 1914, 1919), sowie von FANTHAM u. PORTER (1915) erhielten, daß es ihnen gelungen sei, diese Leptomonaden auf verschiedene Säugetiere zu übertragen, daß aber diese Angaben von zahlreichen anderen Forschern nicht bestätigt werden konnten.[1]) Auch meine eigenen Versuche nach dieser Richtung sprechen dafür, daß den Ergebnissen der genannten Autoren Irrtümer zugrunde liegen müssen; und wegen dieses negativen Ausfalles der Experimente will ich darüber nur ganz kurz berichten. Auf zwei Mäuse wurde die Aufschwemmung eines stark infizierten zerzupften Flohdarmes in physiol. Kochsalzlösung subkutan verimpft, drei andere Mäuse erhielten den Inhalt einer Röhrchenkultur von *L. ctenocephali* und drei weitere die Abschwemmung einer Plattenkultur. Bezüglich des letzten Versuches ist besonders zu betonen, daß bei Verwendung einer Plattenkultur ganz erheblich größere Parasitenmassen zur Einspritzung gelangen als bei den anderen Arten des Verfahrens. Bei allen Mäusen wurden regelmäßige Blutuntersuchungen ausgeführt und nach Verlauf von 1—5 Wochen wurden sie getötet. In Herzblut, Leber, Milz und Knochenmark wurden weder im frischen noch im gefärbten Präparat Parasiten gefunden.

---

[1]) TYZZER und WALKER hatten gleichfalls bei Infektionsversuchen mit Kulturformen an Affen und Mäusen keinen Erfolg.


Digitized by Google

Auch bei einem jungen Hunde wurde eine Subkutanimpfung mit dem Kondenswasser einer Kultur ausgeführt, ohne daß bei diesem Tier Flagellaten auftraten. Bei einem anderen jungen Hunde machte ich schließlich den Versuch, ob sich mit den Kulturflagellaten vielleicht Hautgeschwüre erzeugen ließen. Auf zehn bezeichnete Stellen des Bauches wurde etwas flagellatenreiches Kondenswasser aufgeträufelt und an diesen Stellen die Haut mit zahlreichen Nadelstichen durchlöchert. In den nächsten Tagen traten an einigen Stellen bläschenartige Eruptionen auf, deren Untersuchung im frischen und im gefärbten Präparat das Vorhandensein von Leukocyten und von Bakterien, aber nicht von Flagellaten oder deren unbegeißelten Stadien ergab. Schon nach 5 Tagen waren alle Verletzungen ohne Narbenbildung abgeheilt. Auch im Blute dieses Hundes traten keine Parasiten auf.

Trypanosoma lewisi.

Über die morphologischen Veränderungen bei der Entwicklung von *T. lewisi* im Floh sind wir durch die Arbeiten von Swellengrebel u. Strickland (1910), Minchin u. Thomson (1911 b) und Nöller gut unterrichtet. Als Ergebnis dieser Arbeiten erhalten wir, kurz zusammengefaßt, das folgende Bild:

Die vom Floh aufgenommenen Trypanosomen dringen im Mitteldarm (Magen) in die Epithelzellen ein und vermehren sich dort in der gleichen schizogonischen Weise, wie wir dies auch im Blute der Ratte finden. Diese intracelluläre Vermehrung kann sich innerhalb der ersten 24 Stunden mehrmals wiederholen. Im Laufe der nächsten beiden Tage wandeln sich die jungen Trypanosomen in die *Chrithidia*-Form (Fig. 28) um, indem der Blepharoplast vor den Kern rückt. Diese Formen heften sich mit dem geißeltragenden Ende an der Wand von Enddarm und Rektalblase fest und vermehren sich dort lebhaft weiter durch Zweiteilung, so daß sie schließlich in großen Massen den ganzen Darm erfüllen können. Nach einigen Tagen beginnt ein Teil der Crithidien sich wieder durch Verlagerung des Blepharoplasts an das Hinterende in typische kleine Trypanosomen (Fig. 29, 30) umzuwandeln. Diese kleinen Trypanosomen können frühestens nach vier bis fünf Tagen auftreten, zahlreich werden sie etwa vom achten Tage an. Während in den ersten Tagen nach dem infektiösen Saugakt der Kot des Flohs keine Parasiten enthält, treten etwa gleichzeitig mit der Entstehung der ersten kleinen Trypanosomen dort Flagellaten auf; und zwar finden sich vorwiegend die kleinen Trypanosomen (Fig. 32—34), daneben auch

Digitized by Google

Crithidien (Fig. 31). Vermutlich sind nur die kleinen Trypanosomen die zur Vermittlung der Ratteninfektion geeigneten Stadien.

Ich habe diesen morphologischen Ergebnissen nicht viel hinzuzufügen. Hinweisen möchte ich auf die der Beobachtung anscheinend bisher entgangene Tatsache, daß schon wenige Minuten nach Beginn des Saugaktes an den vom Floh aufgenommenen Trypanosomen z. T. morphologische Veränderungen nachzuweisen sind. Neben solchen typischen Formen, bei denen der Kern dem Vorderende genähert ist (Fig. 24), finden sich bereits andere, bei denen er mehr nach hinten gerückt ist und etwa in der Körpermitte (Fig. 25) oder mehr dem Hinterende genähert liegt (Eig. 26). Bedeutungsvoller für die Frage des Infektionsverlaufs im Floh ist eine andere Tatsache, auf die ich noch aufmerksam machen möchte: neben den von MINCHIN u. THOMSON, sowie von NÖLLER beschriebenen intracellulären Teilungsstadien kommen zu Beginn der Flohinfektion auch bei den frei im Darminhalt befindlichen Trypanosomen, die noch nicht die *Crithidia*-Form angenommen haben, Teilungen vor. Ein solches Stadium der Zweiteilung, das aus einem 18 Stunden nach dem Saugakt hergestellten Präparate stammt, zeigt Fig. 27. Es ist zu vermuten, daß sich dieser Vorgang an solchen Individuen abspielt, die gleich beim Saugen des Flohs in die hinteren Teile des Darmkanals gelangt sind, wo die das Epithel überziehende Chitinmembran ein Eindringen in die Zellen nicht ermöglicht.

MINCHIN u. THOMSON vermuten, daß das Auftreten intracellulärer Teilungsstadien in der Magenwand die Vorbedingung dafür ist, daß es zu einer Infektion des Flohs kommt, während NÖLLER als entscheidend hierfür betrachtet, daß es den in die *Crithidia*-Form umgewandelten Trypanosomen gelingt, sich an der Wand des Enddarms festzuheften. Mein Befund freier Teilungsformen zeigt, daß die Entwicklung im Floh auch extracellulär ihren Anfang nehmen kann, die intracelluläre Entwicklung also kein unbedingtes Erfordernis ist, wenngleich das Eindringen in die Zellen natürlich insofern für die Trypanosomen von Vorteil ist, als es sie davor schützt, während der ersten stürmischen Verdauungsvorgänge gleich wieder aus dem Darm des Insekts hinausbefördert zu werden. Wenn NÖLLER in seiner zweiten Arbeit (1914) der Ansicht Ausdruck gibt, daß die „intracelluläre Vermehrungsweise der Trypanosomen im Magenepithel diese für die Anheftung dadurch geeignet macht, daß sie ihre Oberfläche klebrig macht“, so gibt er für diese Hypothese keinerlei Gründe an. Diese Hypothese erscheint mir auch überflüssig, da sich ja auch andere Trypanosomenarten in ihren Über-

Digitized by Google

trägern, und ebenso auch die *Leptomonas* im Hundefloh, an der Darmwand festheften, ohne daß ein intracelluläres Stadium voraufgegangen ist.

Den Erörterungen der Autoren über die Bedingungen für eine Entwicklung der Trypanosomen im Floh kommt überhaupt nur für den Fall eine Bedeutung zu, daß nicht alle, sondern nur ein gewisser Prozentsatz der Flöhe, die *lewisi*-haltiges Rattenblut gesogen haben, selbst infektiös werden, und damit kommen wir zu einem noch völlig ungeklärten Punkt, nämlich der Frage, wie groß der Prozentsatz der Flöhe ist, die eine *lewisi*-Infektion erwerben. Minchin u. Thomson geben an, daß von den Rattenflöhen (*Ceratophyllus fasciatus*), mit denen sie arbeiteten, sich nur ein kleiner Prozentsatz mit *lewisi* infizierte, und Swellengrebel u. Strickland (1910) fanden in 44,6 Proz. der Rattenflöhe Entwicklungsstadien der Trypanosomen. Die Versuchsanordnung dieser Autoren ermöglicht aber keine Entscheidung dieser Frage, da bei einem einfachen Zusammensetzen der Flöhe mit infizierten Ratten nicht festzustellen ist, wieviele Flöhe tatsächlich Blut gesaugt und Trypanosomen in sich aufgenommen haben. Erst Nöller war durch Einführung seiner Fesselungsmethode diese Feststellung bei jedem Versuchsfloh möglich, er macht aber keine Angaben über den Prozentsatz der positiven Ergebnisse. Wir finden bei ihm nur Angaben über den negativen Ausfall eines Experiments, bei dem die Flöhe an einer Ratte mit zweieinhalb Monate alter Infektion gesogen hatten, ein Experiment, auf das ich unten noch zurückkomme.

Die große Zahl von Flöhen, die ich für meine eigenen Versuche verwendet habe, ermöglicht es, von dem Grade der Empfänglichkeit des Hundeflohs für *T. lewisi* ein völlig klares Bild zu geben. Wenn ich diejenigen Flöhe, die zum Zwecke besonderer Untersuchungen schon innerhalb der ersten 24 Stunden nach der Aufnahme *lewisi*-haltigen Blutes getötet wurden, außer Betracht lasse, so habe ich im ganzen 121 gefesselte Flöhe an Ratten mit *lewisi*-Infektion saugen lassen. Von diesen starben 20, ohne daß vorher festgestellt worden war, ob sie mit *lewisi* infiziert seien und ohne daß eine solche Feststellung nach dem Tode möglich war, da die Tiere bereits vertrocknet waren, als ich sie im Aufbewahrungsglase tot vorfand. Vier weitere Flöhe schalte ich aus, da deren Untersuchung aus der Zeit des Beginns meiner Arbeit stammt und die Möglichkeit nicht auszuschließen ist, daß bei dem positiven Befund eine Verwechslung mit *Leptomonas* vorgekommen ist. Von den verbleibenden 97 Flöhen wurde bei 94 teils durch die Untersuchung des Kotes, teils bei der

Digitized by Google

Präparation der Tiere das Vorhandensein einer *lewisi*-Infektion festgestellt; der Nachweis erfolgte in der Zeit vom 5. bis zum 29. Tage nach der Infektion. Nur in 3 Fällen ergab die Präparation ein negatives Ergebnis, aber auch in diesen Fällen ist es keineswegs sicher, daß keine Trypanosomenentwicklung erfolgt war. Einer dieser Flöhe wurde bereits einen Tag, der andere 4 Tage nach der Infektion zerlegt, also zu einer Zeit, wo noch keine erhebliche Vermehrung der Flagellaten eingetreten zu sein brauchte, so daß diese leicht der Beobachtung entgangen sein können. Auch bei dem dritten Tier, das 17 Tage nach der Infektion zerlegt wurde, ist ein Fehler bei der Präparation nicht ausgeschlossen. Jedenfalls sind diese paar zweifelhaften Fälle für das Gesamtergebnis unerheblich; wir sehen, daß wenigstens 97 Proz., vielleicht aber 100 Proz., der Versuchstiere positiv waren, daß also entgegen der Annahme früherer Untersucher praktisch jeder Floh (wenigstens gilt dies für den Hundefloh), der an einer infizierten Ratte gesogen hat, eine *lewisi*-Infektion erwirbt.

Nöller (1914) schreibt nun dem Alter der Trypanosomeninfektion in der Ratte eine große Bedeutung für die Übertragbarkeit der Parasiten auf die Flöhe zu, indem er annimmt, daß zur Zeit der chronischen Infektion der Ratte eine Weiterentwicklung im Überträger nur schwer gelingt. Veranlassung zu dieser Annahme gaben ihm seine Untersuchungen über das Froschtrypanosom (Nöller 1913), bei denen sich zeigte, daß eine Weiterentwicklung in dem übertragenden Egel *Hemiclepsis marginata* bei den Trypanosomen aus Kaulquappen stets, bei denen aus erwachsenen Fröschen dagegen niemals erfolgte. Ähnliche Verhältnisse, wie beim Froschtrypanosom, finden wir bei dem menschlichen Schlafkrankheitserreger *Trypanosoma gambiense*. Kleine, Fischer und Eckard (1914) gewannen bei ihren Übertragungsversuchen von in Versuchstieren gezüchteten *Trypanosoma gambiense* auf Glossinen den Eindruck, daß „Stämme, die erst vor kurzem den Fliegenkörper passiert haben, besonders fähig sind, von neuem Glossinen zu infizieren. Trypanosomen dagegen, die lange Zeit im Säugetier lebten, besitzen die Fähigkeit nicht mehr im gleichen Grade“. Ferner fand Reichenow (1921) bei Versuchen am Menschen, daß es nicht gelang, Fliegen an Schlafkranken mit alter Infektion zu infizieren.

Den Nachweis dafür, daß *Trypanosoma lewisi* ein entsprechendes Verhalten wie die erwähnten Trypanosomen zeigt, glaubt Nöller durch ein Übertragungsexperiment erbracht zu haben. Er fütterte 2 Hundeflöhe und 1 Hühnerfloh an einer chronisch infizierten Ratte

Digitized by Google

an 3 aufeinanderfolgenden Tagen, nämlich am 78., 79. und 80. Tage nach der experimentellen intraperitonealen Infektion dieser Ratte. 4 Tage später wurden diese 3 Flöhe zerlegt, und bei keinem wurde *Trypanosoma lewisi* gefunden. Mir scheint aber, daß die Zahl der zu diesem Versuch verwendeten Insekten viel zu gering ist, um die Frage entscheiden zu können, zumal wir den Hühnerfloh überhaupt ausnehmen müssen, da über den Grad der Empfänglichkeit dieser Art für *Trypanosoma lewisi* noch gar keine Erfahrungen vorliegen. Betrachten wir mein eigenes umfangreiches Versuchsmaterial von dem Gesichtspunkt aus, in welchem Stadium der Ratteninfektion die Übertragung auf die Flöhe erfolgte, so bestätigt es die Annahme einer schwierigeren Übertragbarkeit der Trypanosomen im chronischen Infektionsstadium keineswegs. Ich gebe nachstehend für die 94 erfolgreich infizierten Flöhe eine Tabelle, aus der hervorgeht, zu welchem Zeitpunkt der Ratteninfektion die Übertragung erfolgte:

Zahl der Tage nach der Infektion der Ratte:	Zahl der Flöhe:	
10	8	
16	15	
17	9	
21	5	
23	6	
26	11	
31	6	
32	6	
84	1	28
85	4	
86	1	
87	6	
88	6	
90	2	
91	1	
92	5	
93	2	
Zusammen:	94	

Wenngleich im Hinblick auf die Art des Verlaufs einer *lewisi*-Infektion in der Ratte schon eine Zeit von über 20 oder gar 30 Tagen als chronisches Stadium anzusprechen ist und somit die Mehrzahl meiner Übertragungen in diesem Stadium erfolgt ist, so wollen wir doch nur die Zeiten ins Auge fassen, die über die in Nöller's Versuch vorliegenden hinausgehen, also das Infektionsalter der Ratte von 84—93 Tagen in der obigen Tabelle. Es handelt sich bei

Digitized by Google

dieser Versuchsreihe um ein und dieselbe Ratte, an der während dieser Zeit 39 Flöhe gefüttert wurden, von denen 11 ohne vorherige Untersuchung starben, während die übrigen 28, die untersucht wurden, sämtlich eine Infektion mit *lewisi* aufwiesen. Von den oben erwähnten drei zweifelhaften Fällen gehört keiner in diese Versuchsreihe. Von einer Abnahme der Entwicklungsfähigkeit im Überträger bei alter Infektion ist also bei *Trypanosoma lewisi* nichts zu merken.

Alte chronische Infektionen der Ratten zeichnen sich oft durch große Spärlichkeit der Parasiten im Blute aus, und es mag sein, daß in solchen Fällen die Übertragung weniger sicher erfolgt. Bei den negativen Ergebnissen NÖLLER's kann dieser Punkt aber nicht in Betracht kommen, denn der Autor gibt ausdrücklich an, daß die verwendete Ratte „noch ziemlich viele Trypanosomen zeigte“. Ich möchte eher annehmen, daß ihm vielleicht doch vorhandene schwache Infektionen entgangen sind, da er die Flöhe ziemlich zeitig (4 Tage nach dem letzten infektiösen Saugakt) tötete. Auch bei meinen Versuchen waren ja die beiden einzigen Flöhe, die bereits einen und 4 Tage nach der Infektion zerlegt wurden, dem Anschein nach nicht infiziert.

Eine andere für die Biologie von *T. lewisi* wichtige Frage, deren Untersuchung ich erneut aufgenommen habe, ist die Art der Übertragung der Trypanosomen vom Floh auf die Ratte. Bezüglich dieses Übertragungsvorganges sind ja die verschiedensten Meinungen vertreten worden. STRICKLAND u. SWELLENGREBEL (1910) glaubten zunächst an eine rein mechanische Übertragung durch den Stich des Flohes, später kam STRICKLAND (1911) auf Grund von Experimenten zu der Überzeugung, daß normalerweise die Infektion der Ratte durch Fressen infizierter Flöhe erfolgt. Diese beiden Infektionsweisen waren ausgeschlossen in Versuchen von MINCHIN u. THOMSON (1911), aus denen sich ergab, daß ein und derselbe infizierte Floh von einer Reihe von Ratten, an denen er nacheinander je mehrere Tage gefüttert wurde, mehrere Tiere infizierte. In einer solchen Versuchssreihe wurden von 16 Ratten 7, in einer zweiten von 10 Ratten 3 infiziert. Die Autoren kamen daher zu dem Schluß, daß die Infektion durch den Saugakt des Flohes nach voraufgegangener Entwicklung der Trypanosomen im Insekt erfolgt. Als dann NÖLLER (1912) mit seiner exakten Versuchsanordnung nachwies, daß die Infektion durch Aufbringen des Flohkotes auf die unverletzte Mundschleimhaut der Ratte zuverlässig gelingt, und WENYON (1913) seine Ergebnisse bestätigte, schien es endgültig er-

Digitized by Google

wiesen, daß sich die Ratte durch Ablecken des vom Floh während des Saugens auf ihren Körper abgesetzten infektiösen Kotes infiziert. Die Ergebnisse von MINCHIN u. THOMSON, sowie einige von ihm selbst mit saugenden Flöhen zu Beginn seiner Untersuchung erzielte positive Ergebnisse führte NÖLLER darauf zurück, daß auch in diesen Fällen auf den Körper abgesetzter Flohkot nachträglich von den Ratten aufgeleckt worden sei.

Den Anlaß, diese Frage selbst noch einmal experimentell zu prüfen, gab mir der Ausfall eines Versuches, bei dem es mir darauf ankam, nach der NÖLLER'schen Methode eine Ratte durch Verfütterung von Flohkot zu infizieren. Ich ließ 8 infizierte Flöhe 3 Tage lang an einer gesunden Ratte saugen und verfütterte den während des Saugaktes abgesetzten Kot an eine andere gesunde Ratte. 10 Tage später erwies sich die gefütterte Ratte als infiziert, gleichzeitig aber a u c h d i e a n d e r e R a t t e, an der die Flöhe gesaugt hatten. Dieses Ergebnis machte mich stutzig, da kaum anzunehmen war, daß bei meinen Versuchen Kot am Körper dieser Ratte verblieben war. Höchstens konnte es sich um so geringe Spuren handeln, daß diese längst völlig ausgetrocknet sein mußten, ehe die Ratte vom Spannbrett befreit, ihren Körper belecken konnte. Da ich somit überzeugt war, daß die Infektion dieser Ratte durch den Stich der Flöhe erfolgt sein mußte, so führte ich mehrere weitere Versuche aus, bei denen ich sorgfältig bemüht war, den während des Saugens ausgestoßenen Kot der Flöhe mit einer angefeuchteten Nadelspitze schon von dem After des Insektes fortzunehmen, noch ehe er auf den Körper der Ratte abgesetzt werden konnte. Außerdem wurde der Bauch der Ratte mit in Alkohol getränkter Watte gereinigt, ehe das Tier losgebunden wurde.

Zu dem zweiten Versuch benutzte ich 3 Ratten (Nr. 2—4) und 9 infizierte Flöhe. An Ratte 2 und 3 wurden die 9 Flöhe je 2 Tage, an Ratte 4 nur 1 Tag gefüttert. In Ratte 2 und 3 trat eine *lewisi*-Infektion auf, in Ratte 4 nicht.

Zu dem dritten Versuch wurden 4 Ratten (Nr. 5—8) und 11 infizierte Flöhe verwendet. Die Flöhe saugten an Ratte 5 an einem Tage eine halbe Stunde und wurden dann am gleichen Tage nochmals für eine halbe Stunde an Ratte 6 gesetzt. Am folgenden Tage saugten die gleichen Flöhe zuerst an Ratte 7, dann an Ratte 8. Von diesen 4 Ratten wurde k e i n e infiziert. Da die Erfahrung lehrt, daß sich auch bei Übertragung infektiösen B l u t e s nicht alle zahmen Ratten für *Trypanosoma lewisi* empfänglich zeigen, habe ich alle 4 Ratten später mit trypanosomenhaltigem Blut einer wilden

Digitized by Google

Ratte geimpft. Es zeigte sich, daß bei 3 Ratten diese Infektion erfolgreich war, während nur eine (Nr. 8) sich als immun erwies.

Der vierte Versuch wurde mit 5 Ratten (Nr. 9—13) und mit 15 infizierten Flöhen ausgeführt. Die Flöhe wurden an der ersten und an der letzten Ratte je 3 Tage, an den übrigen je 2 Tage gefüttert. Da ein Teil der Flöhe während der Dauer des Versuches starb, ergaben sich folgende Zahlen: Alle 15 Flöhe saugten am 1.—3. Tage an Ratte 9. An Ratte 10 saugten am 5. Tage 14, am 6. Tage 13 Flöhe. An Ratte 11 saugten sowohl am 7. wie am 8. Tage 13 Flöhe. Dieselbe Zahl von 13 Flöhen saugte am 9. und 10. Tage an Ratte 12. An Ratte 13 saugten am 12. Tage noch 11 Flöhe, am 13. und am 14. Tage noch jedesmal 10 Flöhe. Das Ergebnis dieses Versuches war, daß bei Ratte 9, 12 und 13 *Trypanosoma lewisi* im Blute auftrat, während Ratte 10 und 11 negativ blieben.

Es gelang mir also, von 13 Versuchsratten 6 durch den Saugakt der Flöhe zu infizieren. Die Zeitdauer bis zum Auftreten im Blute läßt sich nicht ganz genau angeben, da die infizierten Flöhe ja meist mehrere Tage nacheinander an der Ratte gefüttert wurden. Vom ersten Ansetzen der Flöhe an gerechnet schwankt die Inkubationszeit zwischen 8 und 11 Tagen, vom letzten Ansetzen an zwischen 7 und 10 Tagen, sie ist also jedenfalls merklich länger als bei der Infektion durch Blutüberimpfung, bei der gewöhnlich nach 5—6 Tagen die ersten Trypanosomen auftreten. Auch bei der Infektion der Ratte durch Auftragen des Flohkotes auf die Schleimhäute ist die Inkubationszeit kürzer und entspricht etwa der bei der Blutübertragung; nach Nöller beläuft sie sich auf 5—7 Tage. Dieser Unterschied ist offenbar darauf zurückzuführen, daß bei der Übertragung durch den Saugakt eine sehr viel geringere Individuenzahl der Ratte eingeimpft wird. Bei der Betrachtung des Mechanismus der Übertragung durch den Saugakt komme ich hierauf unten noch zurück.

Zur besseren Klarstellung der Aussichten, die der Saugakt infizierter Flöhe für die Übertragung von *Trypanosoma lewisi* bietet, habe ich die Versuche mit den 13 Ratten in den beiden nachfolgenden Tabellen nach zwei Gesichtspunkten zusammengestellt. In Tabelle I ist die Dauer des Saugens aller an einer Ratte gefütterten infizierten Flöhe zu einer Gesamtzeit des Blutsaugens zusammengerechnet, in Tabelle II ist dagegen die Zahl der Saugakte an jeder Ratte zusammengezählt. Die Anordnung der Ratten in jeder Tabelle ist nach der Größe dieser Werte vom kleinsten zum größten ansteigend erfolgt:

Digitized by Google

I.

Ratte Nr.	Gesamtzeit des Saugens der Flöhe	Ergebnis
5	6 Stunden	—
6	6 „	—
4	9 „	—
8	9 „	—
7	10 „	—
3	16½ „	+
2	18 „	+
1	24 „	+
12	34 „	+
13	36 „	+
10	39 „	—
11	42½ „	—
9	65 „	+

II.

Ratte Nr.	Gesamtzahl der Saugakte der Flöhe	Ergebnis
4	9	—
8	10	—
5	11	—
6	11	—
7	11	—
2	9+9 = 18	+
3	9+9 = 18	+
1	8+8+8 = 24	+
11	13+13 = 26	—
12	13+13 = 26	+
10	14+13 = 27	—
13	11+10+10 = 31	+
9	15+15+15 = 45	+
	267	6

Ein Vergleich der beiden Tabellen lehrt uns, daß nicht die Dauer des Saugens infizierter Flöhe maßgebend für die Infektion der Ratte ist (denn die beiden Ratten 10 und 11 mit verhältnismäßig langen Saugzeiten sind negativ), daß vielmehr der Erfolg von der Zahl der Saugakte abhängig ist. Es ist also nur ein gewisser Prozentsatz der Stiche *lewisi*-haltiger Flöhe infektiös. Legen wir das Ergebnis zugrunde, daß wir mit 267 Saugakten 6 Infektionen erzielt haben (s. Tabelle II), so läßt sich eine Infektionsziffer von 2,25 Proz. errechnen. Vermutlich ist der Prozentsatz etwas höher, da natürlich im einen oder anderen der positiven Fälle mehr als ein Flohstich infektiös gewesen sein kann.

Vergleichen wir dieses Versuchsergebnis mit denen der früheren Untersucher, so müssen die Ergebnisse von Minchin und Thomson

Digitized by Google

allerdings als unsicher ausscheiden, da bei deren Versuchen die Ratten, zu denen der infizierte Floh gesetzt wurde, in einem kleinen Käfig Bewegungsfreiheit hatten und daher die Möglichkeit, daß sie den frischen Kot von ihren Haaren abgeleckt haben, durchaus gegeben ist. Die positiven Befunde NÖLLER's möchte ich aber entgegen der Meinung dieses Autors doch auf den Saugakt selbst zurückführen, da mir eine nachträgliche Infektion der Ratte mit etwa von dem Floh zurückgelassenem Kot nach der Abnahme von dem Spannbrett sehr unwahrscheinlich ist. Die kleinen Kotröpfchen des Flohes trocknen ziemlich schnell aus, und zudem empfindet eine aufgespannt gewesene Ratte sicher viele andere Stellen ihres Körpers schmerzhafter, als gerade diejenige, an der ein einziger Floh sie einige Zeit vorher gestochen hat. Der Ausfall des für NÖLLER gegen die Übertragung durch den Saugakt entscheidenden Experimentes, bei dem er einen infizierten Floh je einmal nacheinander an 40 Ratten saugen ließ, ohne eine Infektion zu erzielen, ist uns jetzt durchaus erklärlich. Bei einer Infektionszahl von 2,25 Proz. ist nur jeder 44. Saugakt eines infizierten Flohes in bezug auf die Übertragung erfolgreich, es können also sehr wohl einmal zufällig 40 Saugakte nacheinander erfolglos bleiben. Zudem bleibt auch noch die Frage offen, ob nicht bei verschiedenen infizierten Flöhen die Aussichten für eine Übertragung durch den Saugakt verschieden günstig liegen, eine Frage, auf die ich gleich noch zurückkomme.

Der geringe Prozentsatz positiver Ergebnisse zeigt uns, daß ein vollendeter Mechanismus für die Übertragung durch den Saugakt, wie er bei vielen anderen Blutparasiten besteht, hier noch nicht vorhanden ist. Die Übertragungsweise von *Trypanosoma lewisi* steht noch auf einer sehr primitiven Stufe, und so finden wir, daß sie in der Natur auf sehr verschiedene Weise erfolgen kann. Außer durch das Auflecken infektiösen Flohkotes und durch den Saugakt der Flöhe (wobei auch eine rein mechanische Übertragung bei schnellem Übergang des Flohes von einer infizierten auf eine nicht infizierte Ratte durchaus möglich ist) kann die Übertragung auch, wie experimentell nachgewiesen ist (STRICKLAND 1911, MINCHIN und THOMSON 1911), durch Fressen infizierter Flöhe erfolgen. Im Versuch gelingt diese letztere Übertragungsart aber keineswegs immer, und es ist hierbei vielleicht Vorbedingung, daß der Floh genügend zerbissen wird, damit die Trypanosomen schon im Maul der Ratte frei werden, während sie in den hinteren Darmteilen vielleicht zugrunde gehen. Ein nicht zerbissener Floh dürfte überhaupt unverdaut den Darmkanal der Ratte passieren. Der Umstand, daß die Ratten sich ge-

Digitized by Google

legentlich gegenseitig auffressen, eröffnet den Trypanosomen eine weitere Übertragungsmöglichkeit. Ja, hierfür genügt auch schon die Beschmutzung durch Blut bei den häufigen Kämpfen der Tiere; denn, wie MANTEUFEL (1910) nachgewiesen hat, können die Trypanosomen aus einem Blutstropfen durch die unverletzte Haut in den Körper eindringen. Außerdem ist wohl auch die Übertragungsmöglichkeit durch den Koitus nicht völlig auszuschließen.

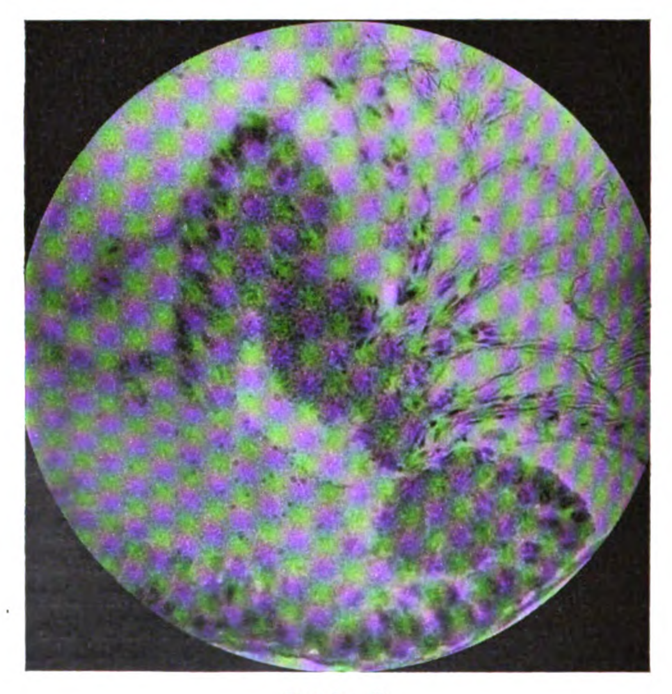
Es ist nun gar keine Frage, daß unter diesen verschiedenen Möglichkeiten die Übertragung durch den Kot der Flöhe eine besondere Rolle spielt; es will mir aber scheinen, als wenn der Weg durch den Saugakt der Flöhe dahinter kaum zurücksteht. Wir haben schon festgestellt, daß sich praktisch jeder Floh infiziert, der an einer trypanosomenhaltigen Ratte gesogen hat, und da mindestens unter 44 Saugakten solcher Flöhe einer wieder infektiös ist, so sind die Übertragungsaussichten durch den Saugakt des Insekts bei *Tryp. lewisi* gar nicht wesentlich geringer, als etwa bei den Erregern der Nagana oder der Schlafkrankheit, mit denen sich nur 5—10 proz. der Fliegen infizieren, so daß hier also auch nur jede zehnte oder jede zwanzigste Fliege, die trypanosomenhaltiges Blut aufgenommen hat, infektiös wird. Wir müssen ferner bedenken, daß die Ratte natürlich auch nicht allen infektiösen Flohkot frisch aufleckt, so daß auch auf diesem Wege die Infektion nur in einem gewissen Prozentsatz der möglichen Fälle eintreten wird.

Es bleibt uns nun noch die Frage zu erörtern, wie wir uns die Übertragung der Trypanosomen durch den Saugakt vorzustellen haben. In den Speicheldrüsen oder im Rüssel des Flohs hat noch niemand Flagellaten gefunden. MINCHIN und THOMSON stellten sich vor, daß die Parasiten durch Regurgitation aus dem Darme in die Stichwunde gelangen. Sie haben in einigen Fällen die Trypanosomen wenigstens im Mitteldarm (Magen) der Insekten nachweisen können. SWELLENGREBEL und STRICKLAND (1910), sowie NÖLLER (1912) haben sie aber schon wenige Tage nach der Infektion des Flohs nur noch im Enddarm gefunden, von wo aus eine Regurgitation in die Stichwunde allerdings schwer vorzustellen ist.

Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen über den Sitz des *Tryp. lewisi* im Floh widersprechen durchaus den Angaben der letztgenannten Untersucher über das Fehlen der Parasiten im Magen, sie bestätigen die Befunde von MINCHIN und THOMSON und sie führen mich sogar zu dem Schluß, das Vorkommen im Magen als eine völlig regelmäßige Erscheinung zu betrachten. Ich habe zu diesem Zwecke 15 Flöhe mit einer 3—4 Wochen alten Infektion auf Schnitten

Digitized by Google

untersucht. Bei vier Flöhen waren infolge technischer Fehler die Schnittreihen nicht lückenlos genug, um die Frage nach dem Sitz der Trypanosomen mit Sicherheit zu entscheiden. Bei allen übrigen elf waren sie zahlreich sowohl im Enddarme wie auch im Magen. In neun Fällen fanden sie sich auch in der Rektalblase, und während gewöhnlich die drüsigen Anhänge der Rektalblase parasitenfrei sind, wurde einmal auch eine Rektaldrüse von Flagellaten erfüllt gefunden. Besonders bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei drei Flöhen auch im Proventriculus Trypanosomen gefunden wurden,



Textfig. D.

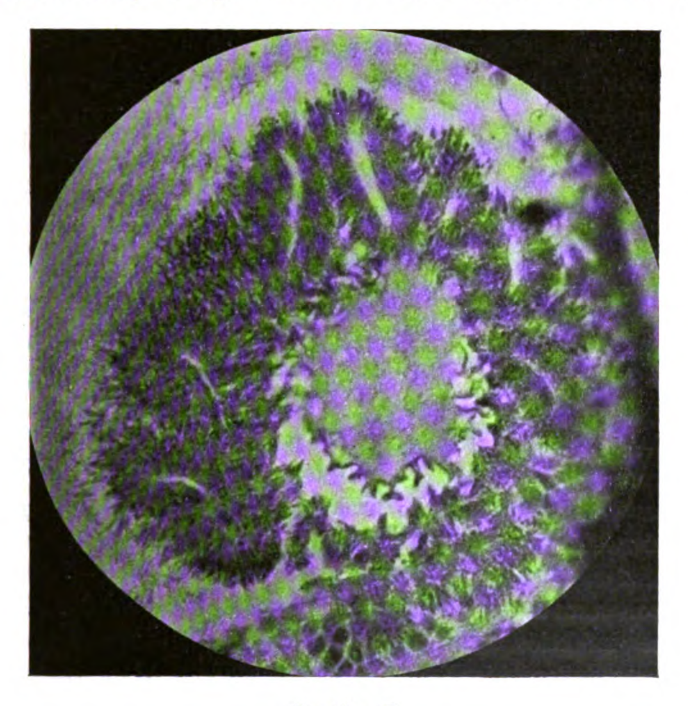
während dagegen die Untersuchung des Ösophagus und der Speicheldrüsen stets negativ ausfiel.

Im Magen finden wir die Trypanosomen fast ausschließlich in dessen vorderem Teil. Dort, wo sich anschließend an die enge Einmündungsstelle des Proventriculus der Magen sackartig erweitert, sitzen die Trypanosomen in dichten Massen dem Epithel aufgelagert, wie dies das in Textfig. D dargestellte Mikrophotogramm auf einem Längsschnitt zeigt. Auf einem Querschnitt durch diese Region von einem anderen Floh veranschaulicht das Mikrophotogramm

Digitized by Google

Textfig. E diese Verhältnisse; hier sehen wir die Tyrypanosomen rings um die Einmündungsstelle des Proventriculus herumgelagert.

In den Fällen, in denen ich Trypanosomen auch im Proventriculus gefunden habe, saßen sie nicht an der Wandung festgeheftet, sondern lagen verstreut im Hohlraum dieses Organs. Es war also offenbar, daß es sich um Individuen handelte, die aus dem Magen in den Proventriculus übergetreten waren. Wenn ein solcher Vorgang aber stattfindet, so hindert uns nichts an der Annahme, daß gelegentlich einige Flagellaten auch noch weiter vorwärts dringen.



Textfig. E.

Vielleicht sind günstige Bedingungen hierfür gerade während der Vorgänge beim Stich des Flohs gegeben, wenn der Inhalt der Speicheldrüsen in die Wunde entleert wird. Dafür daß die Infektion der Ratte beim Einstich, zu Beginn des Saugens, erfolgt, spricht der Umstand, daß maßgebend für den Erfolg der Übertragung die Zahl der angesetzten Flöhe, nicht die Dauer des Saugens ist.

Jedenfalls liegt es nahe, zu vermuten, daß nur diejenigen Flöhe, bei denen sich Trypanosomen im Proventriculus befinden, Aussichten auf Übertragung der Parasiten durch den Saugakt haben; und wenn

Digitized by Google

der unregelmäßige Befund darauf hinweisen sollte, daß — aus vorläufig unbekannten Gründen — nicht bei allen Flöhen ein Übertritt der Flagellaten aus dem Magen in den Proventriculus erfolgt, so würde sich ergeben, daß überhaupt nur ein Teil der infizierten Flöhe zur Übertragung des *Tryp. lewisi* durch den Saugakt imstande ist.

Wenn diese Vermutung über den Mechanismus der Übertragung des *Tryp. lewisi* durch den Saugakt richtig ist, so leuchtet auch ein, daß die Zahl der Trypanosomen, die bis in die Stichwunde gelangen, immer nur eine geringe sein kann, und daß dies der Fall ist, haben wir ja bereits aus der längeren Inkubationszeit bei den durch den Flohstich infizierten Ratten geschlossen.

Zum Schlusse dieses Abschnitts seien noch kurz einige Infektionsversuche anderer Säugetiere mit *Tryp. lewisi* erwähnt. Die von REICHENOW (1917) ausgesprochene Vermutung, daß die verschiedenen morphologisch nicht unterscheidbaren Trypanosomen der kleinen Nagetiere vielleicht alle zur gleichen Art gehörten, daß nur die Übertragung mit dem Blute von einer Wirtstierart auf die andere Schwierigkeiten mache, eine Übertragung aber möglicherweise nach erfolgter Entwicklung im Floh erfolgen könne — diese Vermutung gab Veranlassung zu dem Versuch, mit trypanosomenhaltigem Flohkot Mäuse zu infizieren. Ich verwendete hierzu die gleichen 9 Flöhe, mit denen der Infektionsversuch durch Saugen an den Ratten Nr. 2—4 (s. S. 159) ausgeführt wurde. Der von diesen 9 Flöhen während des Saugens an jeder der drei Ratten abgesetzte Kot wurde an je eine Maus verfüttert. In keiner dieser drei Mäuse trat *Trypanosoma lewisi* auf, während von den drei Ratten zwei durch den Stich der Flöhe infiziert wurden, wodurch wohl mit Sicherheit erwiesen ist, daß *Trypanosoma lewisi* auch nach der Passage durch den Floh nicht für Mäuse infektiös wird, daß also das in Mäusen vorkommende *Trypanosoma duttoni* mit Recht als eine besondere Art betrachtet wird.

Da REICHENOW (1917) in verschiedenen afrikanischen Primaten, nämlich in Gorilla, Schimpanse, *Cercopithecus cephus* und einer *Perodicticus*-Art, Trypanosomen gefunden hat, die nicht nur in ihrer Morphologie, sondern auch in ihrer ganzen Entwicklungsweise, in den typischen Bildern der schizogonischen Vermehrung, vollkommen mit *Trypanosoma lewisi* übereinstimmen, so wurden gleiche Versuche mit Flohkot auch bei zwei Affen einer *Cercopithecus*-Art aus Westafrika angestellt. Hierzu wurden die gleichen 8 Flöhe, die zur Infektion je einer Ratte durch ihren Kot und durch ihren Saugakt gedient hatten (S. 159), benutzt. Der Kot dieser Flöhe wurde, in etwas physiologischer Kochsalzlösung aufgeschwemmt, den beiden Affen

Digitized by Google

subkutan eingeimpft; eine Infektion erfolgte nicht. Eine Beweiskraft kommt diesem negativen Ergebnis nicht zu, da diese Affen ja bereits früher in der Freiheit eine Immunität erworben haben konnten.

Pathogene Trypanosomen.

a) *Schizotrypanum cruzi.*

Die natürlichen Überträger von *Schizotrypanum cruzi* sind verschiedene Arten der Wanzengattung *Triatoma*. Außerdem wurde aber eine Entwicklung dieser Trypanosomen auch in Bettwanzen, und was besonders bemerkenswert ist, auch in den Zeckenarten *Ornithodorus moubata* und *Rhipicephalus sanguineus* nachgewiesen (Brumpt 1912, Neiva 1913, M. Mayer und Rocha-Lima 1914). Bei diesem Flagellaten, der also in Arthropoden von ganz verschiedener systematischer Stellung zur Entwicklung kommt, lag daher die Vermutung am nächsten, daß er auch auf Flöhe übertragbar sein könnte. Da ferner bei diesem Krankheitserreger des Menschen die Frage, ob durch Flöhe eine Infektion erfolgen kann, von größter praktischer Bedeutung ist, so habe ich eine sehr große Zahl von Versuchen ausgeführt, die in nachstehender Tabelle kurz zusammengefaßt sind.

Versuch Nr.	Infiziertes Tier	Zahl der Flöhe	Temperatur	gestorben	untersucht
1	Maus	9	20°	2	7
2	"	6	20°	1	5
3	"	4	20°	—	4
4	"	13	20°	2	11
5	"	10	20°	5	5
6	"	16	30°	15	1
7	"	11	30°	4	7
8	"	16	30°	5	11
9	"	10	30°	4	6
10	"	6	30°	4	2
11	"	6	30°	3	3
12	"	7	30°	4	3
13	"	7	30°	4	3
14	"	6	30°	2	4
15	"	4	30°	3	1
16	"	8	30°	3	5
17	"	15	30°	6	9
18	"	9	30°	3	6
19	"	8	30°	4	4

Digitized by Google

Versuch Nr.	Infiziertes Tier	Zahl der Flöhe	Temperatur	gestorben	untersucht
20	Meerschweinchen	12	20°	1	11
21	„	5	20°	3	2
22	„	17	20°	11	6
23	„	9	30°	6	3
24	„	10	30°	5	5
25	„	5	30°	4	1
26	„	8	30°	3	5
27	„	1	30°	—	1
28	„	5	30°	2	3
29	„	5	30°	3	2
30	„	7	30°	4	3
31	„	7	30°	3	4
32	Maus	13	20°—25°	2	11
33	„	15	20°	—	15
		290		121	169

Die Flöhe wurden teils an eine Maus, teils an ein Meerschweinchen mit *Schizotrypanum* im Blute angesetzt und an den folgenden Tagen an gesunden Tieren weiter gefüttert. Sofern sie nicht kurz nach dem Saugen infektiösen Blutes starben, wurden sie zu verschiedenen Zeiten, die meisten in der Zeit vom 3. bis zum 26. Tage nach dem Infektionsversuch, entweder in Zupfpräparaten oder in Schnitten untersucht. Alle diese Untersuchungen hatten ein völlig negatives Ergebnis. Weder im Darm noch in anderen Organen, einschließlich der Muskulatur, waren Entwicklungsstadien der Trypanosomen zu finden. Die Mißerfolge mit Flöhen, die in Zimmertemperatur gezüchtet wurden, veranlaßten mich, die Insekten bei einer Temperatur von 30° im Thermostaten zu halten; aber auch hier kam es zu keiner Entwicklung der Trypanosomen.

Sehr auffällig ist bei den Versuchen mit *Schizotrypanum* die außerordentlich große Zahl gestorbener Flöhe, die die Tabelle zeigt. Diese Zahl beträgt hier über 40 Proz. und ist bedeutend größer als bei den Versuchen mit allen anderen Trypanosomenarten, wie z. B. die im nächsten Abschnitt angegebenen Zahlen bei den Versuchen mit *Trypanosoma brucei* lehren. Zumeist erfolgte der Tod in den ersten 24 oder 48 Stunden nach dem Saugen des trypanosomenhaltigen Blutes. Bei dem ersten Züchtungsversuch im Thermostaten (Nr. 6) ist die ungewöhnlich hohe Sterblichkeit allerdings darauf zurückzuführen, daß ich die Tiere zu lange hungern ließ. Ich nahm die 16 Flöhe erst 48 Stunden nach dem Saugen am infizierten Tier wieder vor, um sie erneut zu füttern. Diese Hungerzeit, die bei Zimmertemperatur ohne weiteres vertragen wird, ist aber bei einer

Digitized by Google

Temperatur von 30° infolge der stark beschleunigten Verdauungstätigkeit zu lang, und so waren von 16 Flöhen 15 gestorben. Als in der Folge die Flöhe täglich gefüttert wurden, kam eine so hohe Sterblichkeitsziffer nicht mehr vor.

Aber auch, wenn wir von diesem einen Falle absehen, bleibt sowohl im Thermostaten wie im Zimmer der Prozentsatz der bald nach dem Saugen am infizierten Tier sterbenden Flöhe besonders hoch, und es mußte jedenfalls untersucht werden, ob nicht vielleicht der Tod unter dem Einfluß der aufgenommenen Trypanosomen erfolgte und ob eine etwaige schädliche Wirkung der Parasiten auf das Insekt die Ursache war, daß es nicht zu einer Entwicklung der Flagellaten kam, weil alle Flöhe, in denen eine Entwicklung ihren Anfang nahm, zugrunde gingen. In der Zecke *Ornithodorus moubata* haben M. Mayer und Rocha-Lima (1914) ein Eindringen des *Schizotrypanum* in die Epithelzellen des Mitteldarms, also einen Vorgang, wie wir ihn von *Trypanosoma lewisi* im Floh kennen, festgestellt. Es war daher zu prüfen, ob *Schizotrypanum* vielleicht auch im Floh bald nach der Aufnahme in die Darmwand eindringt. Zu diesem Zwecke habe ich über 20 weitere Flöhe im Laufe der ersten 5 Stunden nach dem Saugen trypanosomenhaltigen Blutes in verschiedenen Zeitabständen von 5 Minuten angefangen, untersucht, ohne daß jedoch etwas von dem Beginn einer Entwicklung in dem oben erörterten Sinne festzustellen war. Im Gegenteil zeigte sich, daß *Schizotrypanum* auffällig schnell im Flohdarm zugrunde geht, schneller als alle anderen untersuchten pathogenen Trypanosomen, so daß ich lebende Flagellaten nur bis zu drei Viertelstunden nach dem Saugakte finden konnte.

Die hohe Sterblichkeitszahl der Flöhe hängt zweifellos nur mittelbar mit dem *Schizotrypanum cruzi* zusammen, insofern dieser Parasit bei den infizierten Versuchstieren eine starke Anämie erzeugt, die bei Mäusen besonders hochgradig ist. Es zeigt sich, daß dieses Blut von den Flöhen mit geringer Begierde aufgenommen wird; sie saugen an einem *Schizotrypanum*-Tier langsamer und viel kleinere Mengen, als an einem gesunden oder an einem mit einer anderen Trypanosomenart infizierten Tier. Schon die geringere Menge aufgenommener Flüssigkeit kann, besonders bei warmgehaltenen Flöhen, erklären, warum zahlreiche Individuen schon vor dem nächsten Saugakte sterben. Dazu kommt vielleicht ein schlechterer Nährwert des stark veränderten Blutes. Die verschieden hohe Sterblichkeit der Flöhe bei den einzelnen Versuchen (vgl. Versuch Nr. 33) läßt sich auf eine verschieden starke Anämie der infizierten Versuchstiere zurückführen.

Digitized by Google

Das Ergebnis dieser zahlreichen Versuche gestattet uns, mit voller Sicherheit den Schluß zu ziehen, daß der Floh als Überträger von *Schizotrypanum cruzi* nicht in Betracht kommt.

b) *Trypanosoma brucei.*

Auch bei dem Erreger der Nagana war es zur Entscheidung der Frage, ob dieses Trypanosom in Flöhen zur Entwicklung kommt, nötig, mit einer großen Zahl der Insekten zu arbeiten. Nach den übereinstimmenden Erfahrungen verschiedener Untersucher werden von den natürlichen Überträgern des *Trypanosoma brucei*, den Glossinen, höchstens 10 Proz. infektiös; es war daher auch im Falle eines positiven Ergebnisses nicht zu erwarten, daß dieser Prozentsatz bei den Flöhen höher sein würde. So ergab sich die Notwendigkeit, mindestens 100 Flöhe auf Entwicklungsstadien zu untersuchen. Ich verzichte auf die Beifügung einer Tabelle und fasse nur kurz zusammen, daß im ganzen 19 Versuchsreihen ausgeführt wurden. Als Versuchstiere wurden infizierte Ratten und einmal eine Maus benutzt. Die Zahl der verwendeten Flöhe betrug zusammen 124. Von diesen starben ohne vorherige Untersuchung 21; die übrigen 103 wurden in entsprechender Weise wie dies bei *Schizotrypanum* geschah, zu verschiedenen Zeiten von 3—27 Tagen nach dem Saugen am infizierten Tier untersucht. In keinem dieser Flöhe wurden Naganaparasiten gefunden.

14 weitere Flöhe wurden dazu benutzt, die Veränderungen der vom Floh aufgenommenen Trypanosomen zu untersuchen und wurden daher innerhalb von 24 Stunden nach dem Saugen, zumeist im Laufe der ersten 4 Stunden zerlegt. Es zeigte sich, daß längstens anderthalb Stunden nach der Aufnahme noch lebende Trypanosomen im Flohdarm zu finden sind. Während bei *Schizotrypanum* das ziemlich spärliche Auftreten der Flagellaten im Blute des Versuchstieres eine genauere Untersuchung der beim Absterben im Flohdarm auftretenden Degenerationsformen nicht gestattet, ist es bei *Trypanosoma brucei* leicht, wenn man stark infizierte Versuchstiere verwendet, die Degenerationsformen im Floh reichlich aufzufinden. Die zur Beobachtung kommenden Bilder weisen darauf hin, daß die schädigende Wirkung durch die Verdauungsfermente des Darms ausgeübt wird, denn wir finden eine Zerstörung der Trypanosomen von außen her. Zuerst wird die Pellicula, das formbestimmende Element des Körpers aufgelöst, wodurch nach und nach eine Verkürzung und Abkugelung des Zellkörpers hervorgerufen wird (Fig. 36). Dieser

Digitized by Google

Vorgang beginnt damit, daß das Hinterende seine zugespitzte Form verliert, und so begegnet uns als erstes Zeichen der Degeneration an sonst noch ganz normal erscheinenden Individuen ein aufgetriebenes Hinterende (Fig. 35). Als pelliculare Bildung geht auch die undulierende Membran verloren und die Geißel hängt infolgedessen frei am Körper (Fig. 36, 37). In dem Maße, wie diese Vorgänge fortschreiten, zeigt uns eine starke Vakuolenbildung die zunehmende Entmischung des Protoplasma an, während der Kern in seiner Form lange erhalten bleibt. Formen mit zerstörtem Kern, wie Fig. 38 eine darstellt, treten selten auf. Aus dem zerstörten Protoplasmakörper ohne Pellicula kann der Kern leicht herausgedrückt werden, und so sehen wir ihn im Präparat gelegentlich neben der Zelle liegen (Fig 39). Auffallend bei diesen Formen ist das seltene Vorkommen von Volutinkörnern im Protoplasma, die z. B. bei den Degenerationsformen, die im Wirbeltier unter dem Einfluß der Antikörperbildung auftreten, gerade in großer Menge entstehen. Reichenow (1921) hat darauf hingewiesen, daß die Volutinkörner infolge von Schädigungen entstehen, die zunächst nur eine Hemmung der Vermehrungstätigkeit der Trypanosomen bewirken. Ihre Bildung erfolgt also nur bei schwächer oder langsamer wirkenden Schädigungen und ihr Fehlen beruht in unserem Falle offenbar auf der sehr schnellen Zerstörung der Trypanosomen. Nur kurz hinweisen möchte ich auf Übereinstimmungen zwischen den hier beschriebenen Degenerationsbildern und manchen, die durch auf das Protoplasma wirkende Trypanosomenheilmittel hervorgerufen werden. Näheres hierüber findet sich in einer Arbeit von Steffan (1922), der bei den von ihm untersuchten Medikamenten zwischen solchen mit Protoplasmawirkung und solchen mit Kernwirkung unterscheidet.

Auch diejenigen Trypanosomen, die schon während des Saugaktes des Flohs den Körper passieren und noch vor Beendung des Saugens zusammen mit unverdautem Blut wieder ausgeschieden werden, tragen die gleichen Schädigungen, wie die im Darme verbleibenden, davon; und so finden wir auch im abgesetzten Kot Formen mit verdicktem Hinterende, mit großen Vakuolen, abgerundete mit losgelöster Geißel usw., wie die Fig. 40—42 zeigen.

c) *Trypanosoma equinum.*

Die dritte der von mir untersuchten Arten pathogener Trypanosomen ist *Trypanosoma equinum*, der Erreger einer in Südamerika verbreiteten und als Mal de Caderas bezeichneten Erkrankung von

Digitized by Google

Pferden und Eseln. Die Übertragungsweise dieses Krankheitserregers ist noch nicht aufgeklärt, neuerdings ist experimentell eine Übertragung durch Blutegel gelungen. Zu meinen Versuchen, Entwicklungsstadien dieses Trypanosoms in Flöhen festzustellen, verwandte ich 42 Flöhe, die ich in 5 Versuchsreihen an infizierten Mäusen saugen ließ. Zwei von diesen Flöhen starben ohne vorherige Untersuchung, die anderen 40 wurden in derselben Weise, wie bei den besprochenen Arten, an verschiedenen Tagen untersucht. Auch in diesem Falle wurden niemals Flagellaten gefunden.

21 weitere Flöhe wurden zur Prüfung des Verhaltens der Trypanosomen kurz nach der Aufnahme durch das Insekt verwendet und daher im Laufe der ersten 5 Stunden nach dem Saugen infizierten Blutes zerlegt. Es ergab sich hierbei, daß die Trypanosomen im Flohdarm etwas länger am Leben bleiben, als *Schizotrypanum* und *Trypanosoma brucei;* lebende Flagellaten konnten bis zu 3 Stunden nach der Aufnahme aufgefunden werden.

d) *Trypanosoma equiperdum.*

Das *Trypanosoma equiperdum*, der Erreger der Dourine oder Beschälseuche, ist die einzige Trypanosomenart, deren natürliche Übertragung sicher nicht durch Vermittlung eines Blutsaugers, sondern durch den Koitus erfolgt. Es war infolgedessen bei dieser Art am wenigsten wahrscheinlich, daß eine Weiterentwicklung in einem Insekt erfolgen würde. Ich habe daher zur Untersuchung dieser Frage nur wenige Versuche angestellt. 8 Flöhe wurden an Meerschweinchen, 16 an einer Maus mit Dourineinfektion gefüttert; 3 von diesen Flöhen starben, bei den übrigen 21 hatte die spätere Untersuchung, wie zu erwarten war, ein negatives Ergebnis.

25 weitere Flöhe wurden zur Untersuchung der Veränderungen der Trypanosomen während der ersten Stunden ihres Aufenthaltes im Flohdarm verwendet. Überraschenderweise zeigte die Untersuchung der Flöhe, daß dieses an gar keinen Wirbellosen angepaßte Trypanosom von allen untersuchten pathogenen Arten die längste Lebensdauer im Floh besitzt. Es ließen sich bis zu 5 Stunden nach der Aufnahme im Darme lebende Trypanosomen nachweisen. Diese lange Lebensdauer ist offenbar von Bedeutung für die Frage einer mechanischen Übertragung, worauf wir im folgenden Abschnitt gleich noch zurückzukommen haben.

Im Zusammenhang mit dieser größeren Widerstandsfähigkeit finden wir anfangs im Flohdarm noch wenige Degenerationsformen.

Digitized by Google

Bei vielen Individuen scheint zunächst die Entwicklung noch ganz normal weiterzugehen, worauf auch das Auftreten ganz typischer Teilungsformen etwa eine halbe Stunde nach der Aufnahme durch den Floh hinweist (Fig. 43). Später ist die Teilungsfähigkeit allerdings unterdrückt, wodurch es zur Aufspeicherung reichlicher Mengen Volutinkörner im Protoplasma kommt, was wir als das erste Zeichen beginnender Degeneration anzusehen haben (Fig. 44). In diesem Punkte unterscheidet sich *Trypanosoma equinum* von *Trypanosoma brucei* und stimmt mit *Trypanosoma evansi* überein, das gleichfalls durch eine ziemlich lange Lebensfähigkeit im Flohdarm ausgezeichnet ist. Auf die bei dieser letzteren Art auftretenden Degenerationsformen gehen wir im nächsten Abschnitte noch etwas näher ein.

e) *Trypanosoma evansi* und die mechanische Übertragung der pathogenen Trypanosomenarten.

Trypanosoma evansi, der Erreger der in Indien hauptsächlich bei Pferden verbreiteten Surra wird nach den übereinstimmenden Ergebnissen verschiedener Untersucher durch Tabaniden auf rein mechanischem Wege übertragen. Die Möglichkeit einer ebensolchen rein mechanischen Übertragung durch Hundeflöhe ist bereits durch Versuche von Musgrave und Clegg (1903) erwiesen worden. Diese Autoren brachten einen infizierten und einen gesunden Hund in einem abgeschlossenen, vor Insekten geschützten Raume in der Weise unter, daß die Hunde nicht miteinander in Berührung kommen, die Flöhe aber von einem zum anderen gelangen konnten. Mehrere solche Versuche führten regelmäßig dazu, daß bei den gesunden Hunden nach Verlauf von $5^1/_2$—12 Tagen Trypanosomen im Blute auftraten. In gleicher Weise gelang auch die Übertragung der Parasiten von Hunden auf Ratten. Die von Musgrave und Clegg ausgeführten Versuche sprechen auch bereits dagegen, daß in den Flöhen eine Weiterentwicklung der Trypanosomen erfolgen kann, denn gesunde Hunde, die 24 Stunden oder später nach Entfernung des infizierten Hundes in den abgeschlossenen Raum gebracht wurden, in dessen Sandboden zahlreiche Flöhe verblieben waren, erwarben niemals eine Infektion. Ich habe daher über die Entwicklung der Trypanosomen im Floh auch nur wenige Untersuchungen angestellt. Von 14 Flöhen, die an infizierten Meerschweinchen gefüttert worden waren, wurden 13 in der Zeit von 5—16 Tagen nach diesem Saugakt zerlegt, ohne daß Entwicklungsstadien in ihnen gefunden wurden.

Digitized by Google

Das Hauptaugenmerk habe ich auch hier auf die Veränderungen der Trypanosomen in der ersten Zeit nach der Aufnahme durch das Insekt gerichtet, und zu diesem Zweck wurden 25 Flöhe innerhalb der ersten 24 Stunden nach dem Saugen am infizierten Meerschweinchen untersucht. Die längste Lebensdauer der Trypanosomen im Flohdarm betrug in diesem Falle 4 Stunden. Im Zusammenhang mit diesem langsamen Absterben finden wir, ebenso wie bei *Trypanosoma equiperdum*, in der ersten Zeit noch zahlreiche völlig unveränderte Individuen (Fig. 45), darunter ganz normale Teilungsstadien (Fig. 46); alle diese Individuen sind aber durch einen zunehmenden Reichtum an Volutinkörnern ausgezeichnet. Diese Körner sind daher auch bei den degenerativ veränderten abgerundeten (Fig. 47) oder schon zerflossenen Trypanosomen (Fig. 50—51) zahlreich. Bei Formen mit aufgelöstem Kern (Fig. 48, 49) ist freilich im Präparat nicht zu entscheiden, welche der Körner Volutin und welche Kernchromatin darstellen. Kernauflösungen bei noch wohlerhaltenem Zelleib, wie z. B. in Fig. 48, sind bei diesem langsamen Degenerationsvorgang, im Gegensatz zu dem Befund bei *Trypanosoma brucei*, nicht selten. Die abgestorbenen Individuen verfallen schließlich der Verdauung, so daß wir als letzte Reste nur die der Verdauung am längsten widerstehenden Teile, Kern, Blepharoplast und Geißel, nachweisen können (Fig. 52, 53).

Es ist naheliegend zu vermuten, daß die Aussichten auf mechanische Übertragung einer Trypanosomenart um so größer sein werden, je länger dieses Trypanosom in dem betreffenden Blutsauger lebensfähig bleibt. Was den Surraerreger betrifft, so stimmt ja mit der Tatsache seiner natürlichen Übertragung auf mechanischem Wege der Befund einer im Vergleich zu anderen Arten langen Lebensdauer im wirbellosen Tier überein. In Tabaniden ist diese Zeit noch bedeutend länger als im Floh, nach Beobachtungen von MITZMAIN (1913) beträgt sie hier bis zu 30 Stunden. Allerdings handelt es sich bei den im Experiment erfolgreich ausgeführten mechanischen Übertragungen immer nur um einen Zeitraum von wenigen Minuten zwischen dem Saugen des Insekts am infizierten und am gesunden Tier. Unsere Erfahrungen über die Übertragung von *Trypanosoma lewisi* durch den Saugakt der Flöhe lassen uns aber vermuten, daß eine mechanische Übertragung der Trypanosomen noch nach erheblich längerer Zeit möglich sein dürfte, wenngleich sie nach den Erfahrungen bei *lewisi* nur bei einem kleinen Prozentsatz der Insekten zu erwarten ist. Bei einer experimentellen Prüfung dieser Frage wird man daher mit einem großen Material der in Frage kommenden

Digitized by Google

Insekten zu arbeiten haben. Die Zeitdauer einer noch möglichen Überimpfung wird natürlich nicht völlig der Zeit entsprechen, nach der noch lebende Individuen im Darme des Insekts nachzuweisen sind; denn die letzten noch beweglich zu findenden Flagellaten sind wohl nicht mehr lebensfähig. Das zeigen auch die Versuche von MITZMAIN, mit dem Darminhalt von Tabaniden Tiere zu infizieren. Die Versuche waren erfolgreich 6 und 10 Stunden nach der Aufnahme von *Trypanosoma evansi* durch die Fliege, sie mißlangen nach 24, 26 und 30 Stunden, trotzdem, wie oben erwähnt, zu dieser Zeit noch lebende Flagellaten im Darme zu finden sind.

Betrachten wir nun von diesem Gesichtspunkte die Aussichten für eine mechanische Übertragung durch Flöhe bei den verschiedenen von mir untersuchten pathogenen Trypanosomen, so haben wir als längste Lebensdauer im Flohdarme festgestellt:

bei *Schizotrypanum cruzi*	3/4	Stunden,
bei *Trypanosoma brucei*	1 1/2	Stunden,
bei *Trypanosoma equinum*	3	Stunden,
bei *Trypanosoma evansi*	4	Stunden,
bei *Trypanosoma equiperdum*	5	Stunden.

Sehr günstig liegen nach diesen Befunden die Aussichten für eine mechanische Übertragung bei dem Dourineerreger. Über das Vorkommen einer solchen Übertragungsweise ist bei diesem Trypanosom bisher festgestellt, daß sie durch Vermittlung von Stechfliegen der Gattung *Stomoxys* erfolgen kann. SIEBER und GONDER (1908) beobachteten einen Fall von Stallinfektion eines gesunden Pferdes durch ein krankes bei Vorhandensein sehr zahlreicher *Stomoxys*, und experimentell wurde eine erfolgreiche Übertragung dieses Trypanosoms durch *Stomoxys* bei Versuchstieren durch SCHUBERG und KUHN (1911) ausgeführt.

Als sehr gering anzuschlagen ist dagegen die Gefahr einer mechanischen Übertragung durch Flöhe bei *Schizotrypanum*, denn selbst die kurze Lebensdauer von 3/4 Stunden im Darm wird bei dieser Art nur ausnahmsweise erreicht und bei einigen Flöhen waren schon nach 10 Minuten keine lebenden Flagellaten mehr zu finden. Nicht viel größer erscheint die Übertragungsmöglichkeit durch Flöhe bei *Trypanosoma brucei*, und damit stimmen die bereits in der Einleitung erwähnten negativen Ergebnisse von MÖLLERS (1907) und von STRICKLAND und SWELLENGREBEL (1910) überein.

Digitized by Google

Zusammenfassung.

1. Zu der Arbeitsmethode mit gefesselten Flöhen wird eine Verbesserung angegeben.

2. Eine genaue morphologische Untersuchung von *Leptomonas ctenocephali* im Floh und in künstlicher Kultur, sowie ein Vergleich dieser *Leptomonas* mit Kulturformen von *Leishmania donovani* ergibt, daß die beiden Flagellatenarten deutlich unterscheidbar sind und daß es sich bei den von BASILE aus dem Hundefloh beschriebenen angeblichen Entwicklungsstadien von *Leishmania* um *Leptomonas ctenocephali* handelt. Übertragungsversuche durch Verimpfen dieses Flagellaten auf Mäuse und junge Hunde waren erfolglos.

3. Bei *Trypanosoma lewisi* beweist das Auftreten freier Teilungsformen in der ersten Zeit nach der Aufnahme durch den Floh, daß eine intracelluläre Vermehrung im Magenepithel keine Vorbedingung für eine Weiterentwicklung im Floh ist. Alle oder fast alle Flöhe, die *lewisi*-haltiges Rattenblut saugen, erwerben eine Infektion. Im chronischen Stadium der Ratteninfektion gelingt die Übertragung auf die Flöhe ebenso sicher wie im akuten, wenn die Zahl der Trypanosomen im Blut nicht allzu spärlich ist. Die Übertragung von *Trypanosoma lewisi* auf die Ratte kann durch den Saugakt der Flöhe erfolgen und diese Übertragungsweise spielt kaum eine geringere Rolle, als die durch Auflecken des infektiösen Flohkotes. *Trypanosoma lewisi* wurde regelmäßig im Magen, manchmal auch im Proventriculus des Flohs nachgewiesen, und von dort gelangen die Flagellaten vermutlich in die Stichwunde. Eine Übertragung von *lewisi* auf weiße Mäuse durch Verfüttern infektiösen Flohkotes gelingt nicht. Auch eine subkutane Verimpfung von Flohkot auf zwei Affen (*Cercopithecus* sp.) hatte keinen Erfolg.

4. Die untersuchten pathogenen Trypanosomenarten *Schizotrypanum cruzi*, *Trypanosoma brucei*, *Trypanosoma equinum*, *Trypanosoma equiperdum* und *Trypanosoma evansi* entwickeln sich nicht in Flöhen. *Schizotrypanum* geht im Flohdarm schon nach längstens $^3/_4$ Stunden zugrunde, *Trypanosoma brucei* nach 1 $^1/_2$ Stunden, *Trypanosoma equinum* nach 3 Stunden, *Trypanosoma evansi* nach 4 Stunden und *Trypanosoma equiperdum* nach 5 Stunden. Die auftretenden Degenerationsformen sind verschieden, je nachdem das Absterben schneller oder langsamer erfolgt. Von der Dauer der Lebensfähigkeit im Flohdarm hängen vermutlich die Aussichten für eine mechanische Übertragung der betreffenden Trypanosomenarten von einem Säugetier auf das andere ab.

Digitized by Google

Zum Schlusse meiner Arbeit erfülle ich die angenehme Pflicht, Herrn Obermedizinalrat Prof. Dr. NOCHT meinen besten Dank dafür abzustatten, daß er mir in seinem Institut eine ausgezeichnete Arbeitsstätte überließ. Herrn Dr. E. REICHENOW, meinem hochgeehrten Lehrer, danke ich vielmals für die meinen Arbeiten gewährte Unterstützung. Auch habe ich Herrn Prof. Dr. M. MAYER für die Überlassung der wertvollen *Leishmania*-Kultur zu danken.

Literaturverzeichnis.

BASILE, C. (1911): Sulla Leishmaniosi e sul suo modo di trasmissione. Rendiconti R. Accad. dei Lincei Vol. 20.

— (1920): Leishmania, Herpetomonas and Crithidia in Fleas. Parasitology Vol. 12 p. 366.

BRUMPT, E. (1913): Evolution de Trypanosoma lewisi, duttoni, nabiasi, blanchardi, chez les puces et les punaises. Bull. Soc. Path. Exot. T. 6 p. 167.

CHATTON, E. (1919): Sur la culture pure d'un Leptomonas de la puce du chien Bull. Soc. Path. Exot. T. 12 p. 313.

FANTHAM, H. B. (1912): Some insect flagellates and the problem of the transmission of Leishmania. Brit. Med. Journ. p. 1196.

— u. PORTER, A. (1915a): Some insect flagellates introduced into vertebrates. Proc. Cambridge Phil. Soc. Vol. 18 p. 39.

— — (1915b): Further experimental researches on insect flagellates introduced into vertebrates. Ibid. p. 137.

HOARE, C. A. (1921): Some observations and experiments on insect flagellates, with special reference to artificial infection of vertebrates. Parasitology Vol. 13 p. 67.

KLEINE, F. K., W. FISCHER u. B. ECKARD (1914): Über die Bedeutung der Speicheldrüseninfektion bei der Schlafkrankheitsfliege. II. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 77 p. 495.

LAVERAN, A. u. G. FRANCHINI (1913a): Infections expérimentales de la souris par Herpetomonas ctenocephali. C. R. Acad. Sci. T. 157 p. 423.

— — (1913b): Infections expérimentales de mammifères par des flagellés du tube digestif de Ctenocephalus canis. Ibid. p. 744.

— — (1914a): Infections de mammifères par des flagellés d'invertebrés. Bull. Soc. Path. Exot. T. 7 p. 605.

— — (1914b): Infection naturelle du rat et de la souris au moyen de puces de rat parasitées par H. pattoni. C. R. Acad. Sci. T. 158 p. 450.

— — (1914c): Infection de la souris au moyen des flagellés de la puce du rat par voie digestive. Ibid. p. 770.

— — (1919a): Infection des souris blanches à l'aide des cultures de Herpetomonas ctenocephali. Bull. Soc. Path. Exot. T. 12 p. 379.

— — (1919b): Au sujet de l'Herpetomonas ctenocephali de la puce du chien et de sa culture. Ibid. p. 310.

LAVIER, G. (1921): Les parasites des invertébrés hématophages. Paris.

Digitized by Google

MANTEUFEL (1910): Studien über die Trypanosomiasis der Ratten. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 33 p. 56.

MAYER, M. u. H. DA ROCHA-LIMA (1914): Zum Verhalten von Schizotrypanum cruzi in Warmblütern und Arthropoden. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 18 Beiheft 5 p. 101.

MINCHIN, E. A. u. J. D. THOMSON (1910): The transmission of Trypanosoma lewisi by the rat-flea. Proc. Royal Soc., B, Vol. 82 p. 273.

— — (1911 a): The transmission of Trypanosoma lewisi by the rat-flea. Brit. Med. Journ. 3. Juni 1911.

— — (1911 b): On the occurrence of an intracellular stage in the development of Trypanosoma lewisi in the rat-flea. Ibid. 19. August 1911.

MITZMAIN (1913): The mechanical transmission of surra by Tabanus striatus. Phil. Journ. of Science, Sect. Trop. Med. Vol. 8 p. 223.

MÖLLERS, B. (1907): Beitrag zur Epidemiologie der Trypanosomenkrankheiten. Zeitschr. f. Hyg. Bd. 62 p. 425.

MUSGRAVE, W. E. u. M. T. CLEGG (1903): Trypanosoma and Trypanosomiasis, with special reference to surra in the Philippine Islands. Manila.

NEIVA, A. (1913): Transmissâo da Trypanosoma cruci pelo Rhipicephalus sanguineus. Brazil-Medico, 8. Dezember.

NÖLLER, W. (1912): Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen durch Flöhe. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 p. 386.

— (1913): Die Blutprotozoen des Wasserfrosches und ihre Übertragung. I. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 31 p. 169.

— (1914): Die Übertragungsweise der Rattentrypanosomen. II. Teil. Arch. f. Protistenk. Bd. 34 p. 295.

— (1917): Blut- und Insektenflagellatenzüchtung auf Platten. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 21 p. 53.

NUTTALL, G. H. F. (1909): The transmission of Trypanosoma lewisi by fleas and lice. Parasitology Vol. 1 p. 296.

REICHENOW, E. (1917): Parásitos de la sangre y del intestino de los monos antropomorfos africanos. Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. Vol. 17 p. 312.

— (1921): Untersuchungen über das Verhalten von Trypanosoma gambiense im menschlichen Körper. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 94 p. 266.

SANGIORGI, G. (1911): Sulla presenza di forme di Leishmania infantum nella pulce (Pulex serraticeps) dei cani randagi di Catania. Pathologica Vol. 3.

SCHUBERG, A. u. PH. KUHN (1911): Über die Übertragung von Krankheiten durch einheimische stechende Insekten. I. Teil. Arb. a. d. kais. Gesundheitsamt Bd. 31 p. 377.

SHORTT, H. E. (1923): Herpetomonas ctenocephali. Ind. Journ. Med. Res. Vol. 10 p. 721.

SIEBER u. GONDER (1908): Übertragung von Trypanosoma equiperdum. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 12 p. 646.

STEFFAN, P. (1922): Morphologische Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Heilmittel auf Trypanosomen. Zeitschr. f. Hyg. u. Infektionskrankh. Bd. 96 p. 263.

STRICKLAND, C. (1911): The mechanism of transmission of Trypanosoma lewisi from rat to rat by the rat-flea. Brit. med. Journ. p. 1049.

— u. N. H. SWELLENGREBEL (1910): Notes on Trypanosoma lewisi and its relation to certain arthropoda. Parasitology Vol. 3 p. 436.


Digitized by Google

Swellengrebel, N. H. u. C. Strickland (1910): The development of Trypanosoma lewisi outside the vertebrate host. Parasitology Bd. 3 p. 360.

Tyzzer, E. E. u. E. L. Walker (1919): A comparative study of Leishmania infantum of infantile Kala-Azar and Leptomonas ctenocephali. Journ. Med. Res. Vol. 40 p. 129.

Wenyon, C. M. (1912): Experiments on the behaviour of Leishmania and allied flagellates in bugs and fleas. Journ. London School. Trop. Med. Vol. 2 p. 13.

— (1913): Experiments on the transmission of the Trypanosoma lewisi by means of fleas. Ibid. Vol. 2 p. 119.

— (1914): Kala-Azar in Malta, with some remarks on the various Leishmaniases Trans. Soc. Trop. Med. Hyg. Vol. 7 p. 97.

Tafelerklärung.

Tafel 8.

(Giemsafärbung. Vergrößerung 1500fach.)

Fig. 1—23. *Leptomonas ctenocephali*.

Fig. 1—9. Formen aus dem Hundefloh.

Fig. 10—17. Kulturformen.

Fig. 18—23. Teilungsstadien aus der Kultur.

Fig. 24—34. *Trypanosoma lewisi*.

Fig. 24. Unveränderte Form aus dem Flohdarm.

Fig. 25 u. 26. Kernverlagerung nach hinten.

Fig. 27. Freies Teilungsstadium im Flohdarm.

Fig. 28. *Crithidia*-Form.

Fig. 29. Deren Umwandlung in die kleine *Trypanosoma*-Form.

Fig. 30. Kleine *Trypanosoma*-Form aus dem Flohdarm.

Fig. 31. *Crithidia*-Form aus dem Flohkot.

Fig. 32—34. Kleine Trypanosomen im Flohkot.

Fig. 35—42. Degenerationsformen von *Trypanosoma brucei*. Fig. 35—39 aus dem Flohdarm, Fig. 40—42 aus dem Flohkot.

Fig. 43 u. 44. *Trypanosoma equiperdum*. Fig. 43 normales Teilungsstadium aus dem Flohdarm, Fig. 44 volutinreiches Degenerationsstadium.

Fig. 45—53. *Trypanosoma evansi* im Flohdarm.

Fig. 45. Normales volutinreiches Individuum.

Fig. 46. Normales Teilungsstadium.

Fig. 47—51. Volutinreiche Degenerationsstadien.

Fig. 52 u. 53. Reste verdauter Trypanosomen.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Kleinere Mitteilungen.

Neue oder wenig bekannte Protisten. XI.

Neue oder wenig bekannte Flagellaten. X.

Farblose Euglenaceen aus Nord-Mandschurei (China).

Von

B. W. Skvortzow (Charbin).

(Hierzu 2 Textfiguren.)

In dieser kleinen Notiz über farblose Eugleninen, möchte ich die Beschreibung einiger Formen aus der Gruppe der Astasiaceen und Peranemaceen geben, die sich in einigen Gewässern der Nord-Mandschurei, in der Umgebung von Charbin (am Flusse Sungari) fanden. Meistens waren es Gräben, verschmutzte und pflanzenreiche Gewässer, immer mit reichlichem Detritus.

Es handelt sich um 29 Arten und Varietäten dieser biologisch interessanten Familien.

Astasiaceae.

Astasia Dujardin.

1. *Astasia Dangeardii* Lemm.

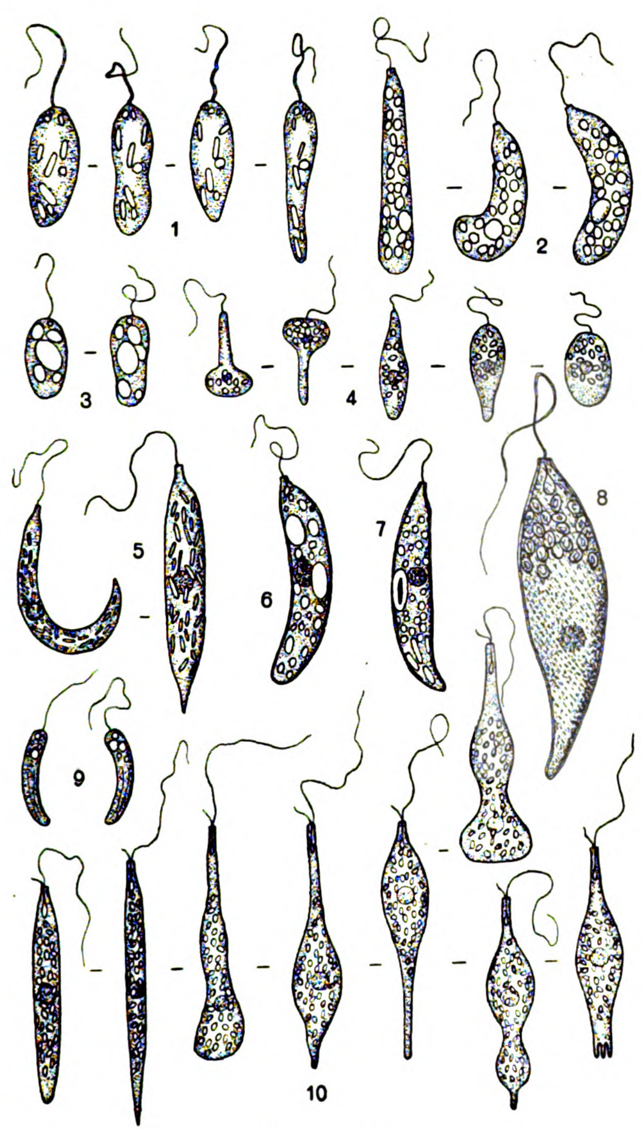
Zellen verkehrt spindelförmig oder eiförmig, 60 μ lang, 20 m breit. Geißel fast körperlang.

In verschmutztem Wasser, faulenden Algenkulturen, Charbin.

Digitized by Google

2. *Astasia inflata* Duj. var. *hyalina* nov. var. (Textfig. A, 1).

Zellen abgeplattet, eiförmig 35 μ lang, 15 μ breit, Membran



Textfigur A.

1. *Astasia inflata* Duj. var. *hyalina* nov. var. 2. *Astasia elongata* nov. sp. 3. *Astasia oblonga* nov. sp. 4. *Astasia variabile* nov. sp. 5. *Astasia curvata* Klebs. 6—7. *Menoidium pellucidum* Perty. 8. *Menoidium Schewiakoffi* nov. sp. 9. *Menoidium tremulum* nov. sp. 10. *Distigma proteus* Ehrenb.

Digitized by Google

glatt, metabolisch, Geißel körperlang. Paramylonkörner stäbchenförmig, 6—7 in einer Zelle. Ohne Stigma.

In verschmutztem Wasser bei Charbin.

3. *Astasia elongata* nov. sp. (Textfig. A, 2).

Zellen lebhaft metabolisch, länglich, hinten breit abgerundet, 35 μ lang, 10 μ breit. Membran glatt. Geißel etwas über 3/4 körperlang. Kern fast zentral. Paramylonkörner oval, 40—44 in einer Zelle.

In verschmutztem Wasser, Charbin.

4. *Astasia oblonga* nov. sp. (Textfig. A, 3).

Zellen lebhaft metabolisch, länglich, an den Enden breit abgerundet, 18 μ lang, 8—9 μ breit. Membran glatt. Geißel fast körperlang. Paramylonkörner oval; 5—6 in einer Zelle.

In stehenden Gewässern zwischen Algen, Charbin.

5. *Astasia variabile* nov. sp. (Textfig. A, 4).

Zellen metabolisch, gekrümmt, hinten abgerundet, 20—25 μ lang. Geißel körperlang. Membran leicht punktiert. Paramylonkörper eiförmig, 5—14 in einer Zelle. Kern zentral.

In verschmutztem Wasser, Charbin.

6. *Astasia curvata* Klebs.

Zellen halbmondförmig gekrümmt, 32 μ lang, 6 μ breit. Membran zart spiralig gestreift, metabolisch, vorn halsartig vorgezogen. Paramylonkörner länglich.

In Algenkulturen, Charbin.

7. *Astasia ocellata* Khawkine forma.

Zellen spindelförmig bis fast cylindrisch, 88,8 μ lang, 11,1—15 μ breit. Membran glatt. Augenfleck an der Hauptvakuole.

In pflanzenreichen Gewässern, Charbin.

8. *Astasia Klebsii* Lemm forma.

Zellen spindelförmig, hinten zugespitzt und abgerundet, 85—96,2 μ lang, 11,1—18,5 μ breit. Membran glatt? Geißel 3/4 mal körperlang. Kern zentral. Paramylonkörner eiförmig.

In pflanzenreichen Gewässern, Charbin.

Digitized by Google

Gattung *Menoidium* Perty.

9. *Menoidium pellucidum* Perty (Textfig. A, 6—7).

Zellen gekrümmt, hinten verjüngt und abgerundet, 35 μ lang, 8 μ breit. Kern zentral. Paramylon cylindrisch oder länglich.
In verschmutztem Wasser, Charbin.

10. *Menoidium tortosum* Stokes.

Zellen S-förmig gekrümmt, 45 μ lang. Membran glatt. Kern zentral. Paramylonkörner eiförmig.
In verschmutztem Wasser, Charbin.

11. *Menoidium falcatum* Zach; var. *minor*, nov. var.

Zellen schmal sichelförmig nur 50—60 μ lang, 6—7 μ breit. Membran glatt. Paramylonkörner eiförmig.
In verschmutztem Wasser, Charbin.

12. *Menoidium Schewiakoffi* nov. sp. [1] (Textfig. A, 8).

Zellen breit, flach, vorn halsartig vorgezogen, 20—35 μ lang, 7—9 μ breit. Hinterende verjüngt und abgerundet. Membran zart und dicht gestreift. Geißel körperlang. Kern im Hinterende. Paramylonkörner länglich, im oberen Teil der Zelle.
In stehenden Gewässern. Zwischen Algen.

13. *Menoidium tremulum* nov. sp. (Textfig. A, 9).

Zellen wenig gekrümmt, cylindrisch, an den Enden breit abgerundet, 18—25 μ lang. Membran gestreift. Geißel ca. körperlang.
In verschmutztem Wasser, Charbin.

Gattung *Distigma* Ehrenb.

14. *Distigma proteus* Ehrenb. (Textfig. A, 10).

Zellen lang spindelförmig, 40—65 μ lang. Membran stark metabolisch. Paramylonkörner länglich. Hauptgeißel ca. $^3/_4$ körperlang. Nebengeißel sehr kurz.
In stehenden Gewässern, Charbin.

Gattung *Sphenomonas* Stein.

15. *Sphenomonas teres* (Stein) Klebs.

Zellen breit spindelförmig, 23—24 μ lang, 8—10 μ breit. Hauptgeißel körperlang. Nebengeißel kurz.
Zwischen Algen, selten Charbin.

---

[1]) Nach dem Prof. Dr. W. T. Schewiakoff benannt, welcher jetzt an der Irkutsk Universität ist (Sibirien).


Digitized by Google

Peranemaceae.

Gattung *Peranema* Dujardin.

16. *Peranema trichophorum* (Ehrenb.) Stein (Textfig. B, 1—4).

Zellen stark metabolisch, 30—65 μ lang, 14—22 μ breit. Membran spiralig gestreift. Geißel 1—$1^1/_2$ mal körperlang.
In stehenden Gewässern, Charbin.

Gattung *Urceolus* Mereschkowsky.

17. *Urceolus cyclostomus* (Stein) Mereschk.

Zellen 38—46 μ lang, 22—24 μ breit.
In stehenden Gewässern, Charbin.

18. *Urceolus Alenizini* Mereschk. (?)

Zellen 30 u lang, 17 μ breit. Membran glatt. Geißel $1^1/_2$ mal körperlang.
Zwischen Algen und im Schlamm, Charbin.

19. *Urceolus Pascheri* nov. sp. (Textfig. B, 6).

Zellen verkehrt eiförmig, vorn gerade abgestutzt, hinten abgerundet, 11,1—18,5 μ lang, 5—14,8 μ breit, mit Schleimschicht, der zahlreiche Sandkörnchen anhaften. Geißel körperlang oder etwas länger.
In stehenden Gewässern, Charbin.

20. *Urceolus Gobii* nov. sp.[1]) (Textfig. B, 5).

Zellen eiförmig, vorn gerade verjüngt, Hinterende breit abgerundet, 18,5 μ lang, 12,9 μ breit. Membran glatt. Geißel $1^1/_2$ mal körperlang.
In pflanzenreichen Gewässern, Charbin.

Gattung *Petalomonas* Stein.

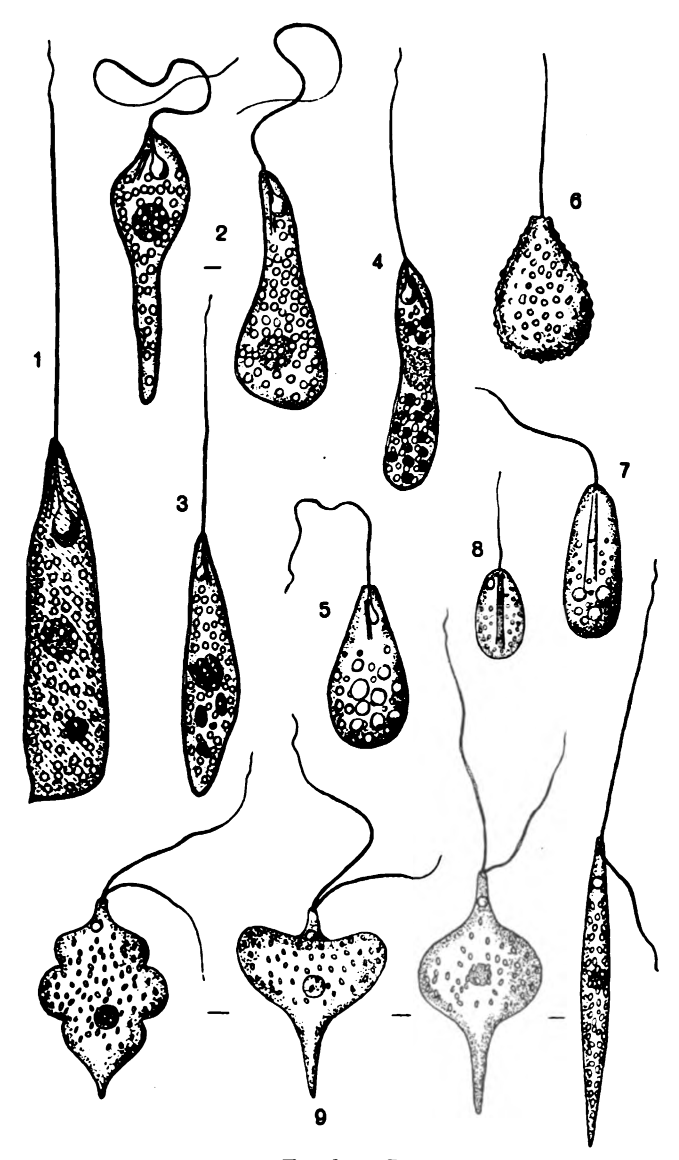
21. *Petalomonas angusta* (Klebs) Lemm. forma (Textfig. B, 7).

Zellen schmal eiförmig, 32,6—34 μ lang, 10,1—12 μ breit. Hinterende breit abgerundet.
In pflanzenreichen Gewässern, Charbin.

---

[1]) Nach dem verstorbenen Prof. Dr. H. Gobi benannt.


Digitized by Google



Textfigur B.

1—2. *Peranema trichophorum* (Ehrb.) Stein. 3—4. *Peranema trichophorum* (Ehrb.) Stein. Animalische Ernährung. 5. *Urceolus Gobi* nov. sp. 6. *Urceolus Pascheri* nov. sp. 7. *Petalomonas angusta* (Klebs) Lemm. forma. 8. *Petalomonas angusta* (Klebs.) Lemm. var. *ovalis* nov. var. 9. *Heteronema acus* (Ehrenb.) Stein forma.

Digitized by Google

22. *Petalomonas angusta* (Klebs) Lemm. var. *ovalis* nov. var. (Textfig. B, 8).

Zellen breit eiförmig, 15—20 μ lang, mit gerundeten Enden. Geißel 1—1 1/3 mal körperlang.

In pflanzenreichen Gewässern, Charbin.

Gattung *Heteronema* Stein.

23. *Heteronema acus* (Ehrenb.) Stein forma (Textfig. B, 9).

Zellen spindelförmig zugespitzt, 45—50 μ lang. Membran zart spiralig gestreift, stark metabolisch.

In verschmutztem Wasser, Charbin.

24. *Heteronema nebulosum* (Duj.) Klebs.

In stehenden Gewässern, Charbin.

Gattung *Notosolenus* Stokes.

25. *Notosolenus orbicularis* Stokes.

Zellen oval, an den Enden abgerundet, 9—12 μ lang, 6 μ breit.

In pflanzenreichen Gewässern. Selten Charbin.

26. *Notosolenus sinuatus* Stokes.

In pflanzenreichen Gewässern, Charbin.

Gattung *Anisonema* Dujardin.

27. *Anisonema ovale* Klebs.

Zellen breit oval, 15 μ lang, 11,1 μ breit. Membran glatt. Schwimmgeißel ca. körperlang. Schleppgeißel ca. 1 1/2 körperlang.

In stehenden Gewässern, Charbin.

28. *Anisonema acinus* Duj.

In pflanzenreichen Gewässern, Charbin.

Gattung *Entosiphon* Stein.

29. *Entosiphon ovatum* Stokes.

Zellen oval, vorn ausgerandet, ca. 25—30 μ lang, 15 μ breit, mit 9—11 Längsrippen.

In pflanzenreichen Gewässern. Selten Charbin.


Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Cyste von Monas.

Von
A. Scherffel.

(Hierzu 6 Textfiguren.)

In meiner im Jahre 1911 erschienenen Arbeit „Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonadineen“ (Arch. f. Protistenkunde Bd. 22 S. 299—344 Taf. 16) hatte ich unter anderem auch den so eigenartigen und überaus charakteristischen Bau der Cysten behandelt (l. c. S. 327 bis 328) und auf den hohen systematischen, phylogenetischen Wert ihrer Eigentümlichkeiten nachdrücklich hingewiesen. So konnte ich damals, hauptsächlich auf Grund der Übereinstimmung im Bau der Cysten, aussprechen, daß gewisse farblose Flagellaten, die man den Protomastigineen (Protomonadina Blochmann) einordnete und welche man auch in neuerer Zeit noch (vielleicht mehr aus praktischen Gründen) dorthin gestellt findet (Lemmermann 1914, Doflein 1916) — ich meine insbesondere Arten der Gattung *Monas* und *Anthophysa* —, in Wirklichkeit farblos gewordene, apochromatische Chrysomonaden sind (l. c. S. 331—332).[1])

Eine sehr bemerkenswerte Eigentümlichkeit der Chrysomonadineencyste ist es, daß die Cystenmembran verkieselt ist. Es erhob sich demnach sofort die Frage, besitzen auch die Cysten von *Monas* und *Anthophysa* eine verkieselte Membran? (l. c. 329 Anm. 1.) Betreffs *Anthophysa* legen es bereits die Beobachtungen Dangeard's (1910 S. 162—163) nahezu mit Sicherheit dar, daß sie eine verkieselte

---

[1]) Von Alexeieff (1911 S. 97) und Pascher abgesehen, schließt sich neuerdings Oltmanns (1922 S. 3) in klarer Weise meiner Auffassung an.


Digitized by Google

Membran haben, betreffs *Monas* hingegen ist die Frage bisher — meines Wissens — unbeantwortet geblieben.

Ein Zufall wollte es, daß mir im Anfang August des Jahres 1919, an meinem damaligen Wohnorte Igló, eine ansehnlichere Menge von *Monas vulgaris*-Cysten in die Hände kam. An den faulenden Enden abgeschnittener, in eine gläserne Blumenvase, in Leitungswasser gestellter Blütensprosse von *Monotropa hypopitys* bildeten sich flottierende, gallertige Massen, welche aus Zooglöen verschiedener Bakterien bestanden. Ebensolche Gallertmassen erschienen auch auf den abgeschnittenen, am Boden des Gefäßes liegenden Monotropa-Stengelstücken und auch sonst an den Wänden des durchsichtigen, gelben Glasgefäßes. In dem nicht gewechselten Wasser waren in großer Menge Flagellaten, insbesondere *Monas*-Arten zu finden. In den erwähnten Zooglöen fanden sich massenhaft in Cystenbildung begriffene *Monas vulgaris* (Cienk.) (Senn)-Individuen, sowie fertige Cysten dieser Flagellate.

Dieses günstige Material benutzte ich damals sofort, um die voranstehend als offen hingestellte Frage nach der Verkieselung der *Monas*-Cystenmembran einer Entscheidung entgegenzuführen.

Doch bevor ich zur Erörterung der diesbezüglichen Resultate übergehe, sei es mir gestattet eine nähere Schilderung dieser Cysten vorauszuschicken, obwohl dieselben schon bekannt sind.

Der zur Cystenbildung schreitende Plasmaleib des Schwärmers kugelt sich völlig ab und in seinem Innern, inmitten seines körnigen Plasmas, jedoch seiner Oberfläche stark genähert, erscheint eine scharfe, dunkle, kreisrunde Linie, der optische Querschnitt der Membran der kugeligen Cyste. Nach außen wird diese intracelluläre Cystenanlage nur von einer dünnen Schicht körnchenführenden Körperplasmas, noch weiter auswärts von der körnchenfreien Hautschicht des Zelleibes umgeben. Die endogene Bildungsweise der Cyste, wie sie für die gefärbten Chrysomonadineae überhaupt charakteristisch ist, tritt also hier klar und schön in die Erscheinung, wie es bereits Cienkowski (1870) vollkommen richtig feststellte. Die fertig gebildete Cyste ist meist exakt kugelig und hat Durchmesser von zumeist 9—12 μ. Ihre starke, deutlich doppelt konturierte Membran ist glatt, farblos, stark lichtbrechend, dunkel begrenzt. Trotzdem und trotz der geringen Größe und trotz der Kugelgestalt, erweisen sich diese Cysten als mechanisch wenig widerstandsfähig; denn schon bei einem mäßigen Druck auf das Deckglas, ja schon dann, wenn das nicht genügend gestützte Deckglas beim Platzgreifen der Verdunstung des Beobachtungstropfens stärker angepreßt wird, zer-

Digitized by Google

brechen sozusagen sämtliche im Präparat befindliche Cysten (d. h. deren Wandung) in zahlreiche, unregelmäßige, eckige, scharf begrenzte Stücke, in ganz gleicher Weise in Scherben, wie wenn man eine hohle Glaskugel zertrümmert. Es ist diese Erscheinung ein Beweis für die bedeutende Sprödigkeit der Membran. An einer Stelle ist in der Membran ein scharf umschriebenes, exakt kreisrundes Loch vorhanden, das schon Cienkowski (1870) entdeckte, der für alle Chrysomonadineen-Cysten so charakteristische Porus, der in gleicher Weite die ganze Dicke derselben durchsetzt. An der Außenfläche der Cyste wird der Porus von einem kreisrunden, sehr flach schüsselförmig vertieften, glatten Felde umgeben, dessen Rand nach außen etwas leistenförmig vorspringt und demzufolge im optischen Längsschnitt, als je eine winzige, kaum bemerkbare zahnartige Hervorragung zu beiden Seiten des Porus erscheint (Fig. 1, 2; R in 3 u. 4). Ich möchte dieses kreisrunde, tellerförmige Feld, in dessen Zentrum der Porus liegt, als „Peristom“ bezeichnen, muß aber bemerken, daß dieses Peristom hier so wenig ausgeprägt ist, daß sein Vorhandensein erst bei aufmerksamer Beobachtung konstatiert werden kann.[1]) An reifen, ausgebildeten Cysten erscheint der Porus durch eine homogene, matt lichtbrechende Substanz verschlossen. Im Innern der Cyste springt diese weißglänzende, homogene Verschlußmasse unter dem Porus, in einer Ausdehnung, welche das Lumen des Porus um ein Mehrfaches übertrifft, entweder mit unregelmäßiger Oberfläche nahezu halbkugelig vor (Fig. 1 u. 3), oder erscheint daselbst als glattkonturierte, linsenförmige, jedoch von der Cystenmembran gesonderte, Verdickung derselben, welche sich an ihrem Rande sanft auskeilt (Fig. 2 u. 4). Der extracystäre Teil der Verschlußmasse (ex V in Fig. 3 u. 4) hingegen erhebt sich auf dem Peristom als ein stumpf gerundeter, zitzenförmiger Kegel, welcher mit seiner Basis nicht nur den Porus ausfüllt, sondern der ganzen Oberfläche des Peristomfeldes aufsitzt Wie man sieht, kann demzufolge die Verschlußmasse des Porus hier nicht einfach als ein im Porus steckender und nach außen über die Cystenoberfläche zitzenförmig hervorragender „Stopfen“ bezeichnet werden, denn diese Verschlußmasse wird ja hier durch das aus Membransubstanz bestehende Peristom, wie durch ein zentral durchlochtes

[1]) Ein „Peristom“, jedoch in viel deutlicherer Ausbildung, ist auch an den Cysten von *Monas vivipara* vorhanden. Vgl. Prowazek (1903) Taf. 5 Fig. 32. Es scheint mir, daß die Bestimmung des Chrysomonadinen-Cysten-Peristoms darin liegt, mit seinem mehr oder weniger erhabenen, scharfen Rande, einem unzweckmäßigen Zerfließen der Porusverschlußmasse (während deren Bildung) auf der Cystenoberfläche vorzubeugen.


Digitized by Google

Diaphragma, in zwei, durch den Porus (p) miteinander in Verbindung stehende Teile geschieden (Fig. 3 u. 4). Werden die Cysten mit Alkohol oder einer Alkohol enthaltenden Flüssigkeit behandelt, so erscheint alsbald an der Durchbohrungsstelle, genau in der Ausdehnung des Peristoms, um den Porus herum (woher ist mir nicht klar geworden) eine tiefschwarze Gasblase. Fast jede kugelige Cyste von *Monas vulgaris* erscheint nun mit solch einem „Luftbläschen" versehen, und in diesem schwarzen kreisrunden Fleck tritt im Zentrum desselben, als ein scharfumschriebener weißer Kreis der Porus mit einer Schärfe und Deutlichkeit in die Erscheinung, die wahrlich nichts zu wünschen übrig läßt. In diesen Fällen läßt sich der nicht einmal so ganz kleine Porus am schönsten beobachten. Im Zellinhalt vieler Cysten fällt ein runder, ansehnlicher Zellkern (K in Fig. 1 u. 2) mit großem, runden, homogenen und weißglänzenden Caryosom und einer hellen Kernsaftzone auf, an deren Peripherie eine, aus einer einzigen Lage stark lichtbrechender Körnchen gebildete Schicht liegt, welche im optischen Durchschnitt wie eine

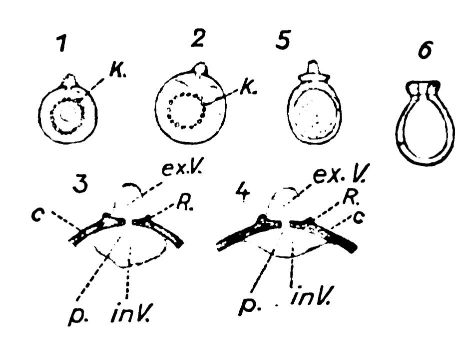


Fig. 1 u. 2: Kugelige Cysten von *Monas vulgaris* (Cienk.) Senn. K = der Zellkern. Vergr. 1200. Fig. 3 u. 4: Porusverschluß im optischen Längsschnitt sehr stark vergrößert; c = Cystenmembran, R = Rand des Peristoms, p = Porus, ex V = extracystärer, in V = intracystärer Teil der Porusverschlußmasse. Fig. 5: Ovale *Monas*- spec. Cyste mit kurzem, etwas trichterförmigen Hals (Peristom) aus dem zitzenförmig der extracystäre Teil der Porusverschlußmasse hervorragt. Fig. 6: Beutelförmige, leere Cyste im optischen Längsschnitt. Vergr. von Fig. 5 u. 6 1200.

kreisförmige Perlenschnur erscheint (Fig. 1 u. 2). Eine Färbung dieses Kerns mit Pikrocarmin, Alauncarmin, Methylgrün-Essigsäure gelang indessen nicht. Eine distinkte Färbung trat nirgends ein. Auffällig erscheint mir (in bezug auf die Cyste) auch seine beträchtliche Größe von 5,4—7,2 μ Diam. (Caryosomdurchmesser 2—3 μ). In dem Raum zwischen Wand und Zellkern führt das farblose Plasma mehr oder weniger zahlreiche, größere und kleinere stark lichtbrechende Körnchen, welche wohl Fettröpfchen sein werden.

Der größte Teil der Cysten zeigte später im Innern eine Ansammlung großer weiß- und fettglänzender Körper verschiedener Größe und rundlicher Form, wie sie in ähnlicher Weise Prowazek

Digitized by Google

(1903) auf Taf. 5 in Fig. 33 in der Cyste von *Monas vivipara* darstellt. Mit alter Sudan III-Lösung nach KROEMER geben diese Tropfen schöne Fettreaktion, sie speichern leicht den Farbstoff, färben sich leuchtend rot, während sonst, in der Umgebung der Cysten alles Fettfreie völlig farblos blieb. Im Äther werden sie gelöst und verschwinden. 1 proz. Osmiumsäure bräunt sie rasch und intensiv. Sie bestehen mithin aus Fett. Auch hier trat also eine Degeneration des Cysteninhaltes ein, wie sie PROWAZEK für *Monas vivipara* (1903 S. 208) angab.[1])

Außer den kugeligen Cysten der *Monas vulgaris* fanden sich in demselben Material in nicht geringer Zahl auch andere von ovaler oder eiförmiger Gestalt (Fig. 5 u. 6) und 10 = 9 μ Durchmesser. Die Cystenwand ist dick, stark lichtbrechend, doppelt und dunkel konturiert, glatt und farblos. Am spitzen Ende der eiförmigen Cyste befindet sich ein deutlicher Porus, der von einem halsartigen, kurzzylindrischen, distal etwas trichterförmig erweiterten 4 μ hohen Aufsatz, mit schwach gewulstetem und etwas nach außen gebogenem Rande, umgeben wird, so daß die Cyste die Gestalt eines Beutels erhält (Fig. 6). Aus der Mitte des halsartigen Aufsatzes ragt der zitzenförmige Kegel der Porusverschlußmasse hervor, während dieselbe im Innern der Cyste oft nicht buckelförmig vorspringt (Fig. 5).

---

[1]) Diese fettige Metamorphose des Cysteninhaltes ist zweifelsohne eine pathologische Erscheinung und hat den Untergang der Cyste zur Folge. Vom Standpunkt der allgemeinen Pathologie betrachtet, ist hier, da der Prozeß in einer einzigen, zudem frei im Wasser liegenden Zelle vor sich geht, eine Einwanderung von Fett aus der Umgebung, eine „fettige Infiltration“ im Sinne VIRCHOW's ganz und gar ausgeschlossen. Auch um eine gesteigerte Bildung von Fett im aufbauenden Stoffwechsel kann es sich hier kaum handeln, da die Cyste mehr ein Ruhe- und Dauerstadium, als eine lebhaft assimilierende Zelle darstellt. Die „fettige Metamorphose“ geht hier augenscheinlich auf Kosten des Zellinhaltes vor sich. Die Cysten der chromatophorführenden Chrysomonadineen enthalten in charakteristischer Weise stets einen großen Tropfen von Leukosin, welches ein Assimilationsprodukt resp. einen Reservestoff darstellt und wie man annimmt, ein den Kohlehydraten nahestehender Körper ist. Dieses angebliche Kohlehydrat fehlt hier dem Anschein nach, es ist hier wenigstens in augenfälliger Menge und Form nicht vorhanden. Es ist also — dem Anscheine nach — nicht wahrscheinlich, daß hier das Fett aus Kohlehydraten entsteht. Zudem weist PROWAZEK (1903, S. 208) bei solchen degenerierten Cysten von *Monas vivipara* darauf hin, daß die Glycogenreaktion negativ ausfiel. Dahingegen erscheint der Plasmakörper solcher fettig degenerierter Cysten anscheinend ganz geschwunden oder auf ein Minimum reduziert, so daß die fettige Metamorphose wahrscheinlich auf Kosten desselben, wohl durch Zerfall der Eiweißkörper erfolgt. Auch von dem Zellkern ist in solchen, fettig entarteten Zellen nichts mehr zu sehen. Siehe auch die Abbildung einer solchen Cyste der *Monas vivipara* bei PROWAZEK (1903) Taf. 5 Fig. 33.


Digitized by Google

Der Inhalt dieser Cysten ist farbloses, ziemlich dichtkörniges, offenbar fettreiches Plasma. Chromatophoren fehlen auch hier. Ein solcher Zellkern, wie in den kugeligen Cysten der *Monas vulgaris* war hier nicht zu sehen (Fig. 5). Diese Cysten gehören augenscheinlich nicht ebenfalls zu *Monas vulgaris*, sondern wahrscheinlich einem anderen Flagellaten an, aber aus dem Bau derselben geht es ganz klar hervor, daß ihr Mutterorganismus ebenfalls eine apochromatische Chrysomonadine ist.

Jetzt nun zur Frage: „Ist die Membran der Cyste von *Monas vulgaris* verkieselt?“ Ist meine Ansicht von der hohen systematischen Bedeutung des Baues der chromatophorführenden Chrysomonadineen-Cysten richtig, so muß sich auch die Cystenmembran der farblosen Chrysomonadenformen, wie diejenige hierhergehöriger *Monas*-Arten, von *Anthophysa* und eventuell noch anderer Flagellaten, als verkieselt erweisen. Die vorgenommene Prüfung ergab ein einwandfreies Resultat, lieferte zu meiner Freude eine glänzende Bestätigung meiner Erwartung. Glüht man nämlich nach der Methode von Sachs die Cysten von *Monas vulgaris* mit konzentrierter Schwefelsäure auf einem Glimmerplättchen, so findet man die Cystenwandung unverändert erhalten, während der Cysteninhalt, sowie die Verschlußmasse des Cystenporus gänzlich verschwunden ist, mithin vollends zerstört wurde. Der Porus erscheint dann stets rein und offen! Die Membran der Cyste ist also verkieselt, die Porenverschlußmasse hingegen ist es nicht. Mit dieser hochgradigen Verkieselung der Cystenmembran steht im vollen Einklang die schon vordem erwähnte Sprödigkeit, die leichte Zerbrechlichkeit derselben. Auch unter den ausgeglühten Cysten findet man recht viele, die bei dieser Prozedur zerbarsten oder Sprünge bekamen. Beim Glühen verhalten sich die eiförmigen Cysten ebenso nämlich, wie die kugeligen von *Monas vulgaris*.

Wird durch den Nachweis der Verkieselung der Cystenmembran von *Monas vulgaris* die Richtigkeit der Ansicht von der Zugehörigkeit dieses Organismus zu den Chrysomonadinen bekräftigt, so erweist sich das hier gewonnene Resultat auch noch in einer ganz anderen Richtung von einiger Bedeutung. Manche Forscher, in neuerer Zeit insbesondere Pascher (1914 u. 1921), neigen der Anschauung zu, daß zwischen den Bacillariaceen und den Chrysomonadineen verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, ein phylogenetischer Zusammenhang angenommen werden kann. Pascher stellt hierbei den Besitz verkieselter Cysten bei Chrysomonadineen und den Heterokonten, als einen besonders wertvollen Umstand in den

Digitized by Google

Vordergrund und erachtet die Cystenwand dieser beiden Gruppen, ebenso wie die Membran der Bacillariales aus zwei Schalen bestehend. Bei dem größten Teil der Chrysomonadineencysten wäre der „Porusverschlußpfropfen", den er — wenn auch in viel geringerem Grade — ebenfalls für verkieselt ansieht (PASCHER 1921, S. 245), der kleineren Schale homolog resp. · er ginge auf sie genetisch zurück (1914, S. 145). Völlige Sicherheit in bezug auf die „Zweischaligkeit" der Chrysomonadineencyste würde indessen — meiner Ansicht nach — nur dann bestehen, falls gleiche Entstehungsart und insbesondere stoffliche Übereinstimmung der beiden Wandungsteile vorhanden wäre, während das gegenseitige Größenverhältnis allerdings nicht in Betracht kommt. Eine stoffliche Übereinstimmung dieser beiden „Schalen", wie sie ja bei den Cysten der Heterokonten und bei den Schalen der Bacillariales durchaus besteht, ist aber bei Chrysomonadineencysten, wie wir es soeben an den Cysten der *Monas vulgaris* sahen, nicht vorhanden. Das Verschwinden der Porusverschlußmasse beruht etwa nicht auf einem Herausfallen und Verlorengehen beim Glühen, denn wäre diese Masse (also die zweite Schale PASCHER's) ebenfalls verkieselt, mithin feuerbeständig, so müßte sie sich — wenn sie auch beim Glühen sich lockern und ablösen sollte — im Innern der Cyste vorfinden, denn der Durchmesser ihres intracystären Teiles übertrifft ja um ein Mehrfaches denjenigen des Porus.[1]) Ein Verschwinden auf solchem Wege ist also ganz unmöglich. Die ausgeglühten Cysten sind aber vollkommen leer. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Cysten der chromatophorführenden Formen.

Aber auch eine teleologische Betrachtung führt schon dazu, daß der Verschluß des Cystenporus kein verkieseltes Stück der Cystenmembran sein kann. Der Porus der Cyste wird gleich am Anfange ihrer Bildung angelegt und stellt sicherlich eine ausgesparte Austrittsöffnung für die Keimlinge beim Auskeimen der Dauercyste dar, weil diese offenbar die verkieselte Membran der Cyste nicht zu durchdringen vermöchten. Wie widersinnig müßte es erscheinen, wenn der Organismus diese vorgebildete Austrittsöffnung mit einer so mächtigen, verkieselten Masse (deren Mächtigkeit die Dicke der Cystenwand vielfach übertrifft) verbarrikadieren würde, sie bei der Keimung wieder fortschaffen müßte, um den Porus benutzbar zu machen. Wenn auch das lebende Plasma in manchen Fällen

[1]) Zufolge solcher Gestaltung ist es also auch ganz unmöglich, daß der Porusverschluß („das Spund") bei der „Öffnung" der Cyste, also bei deren Keimung „herausfliegt", wie es OLTMANNS (1922, S. 5) sagt.



das Kunststück zuwege bringt, in eine verkieselte Membran ein Loch zu machen, d. h. herauszulösen, wie es die sich festheftenden Schwärmer eines von mir bereits im Jahre 1896 entdeckten, bislang jedoch noch nicht veröffentlichten, pilzlichen Parasiten an den Panzer von *Pinnularia viridis* tun, um in die Wirtszelle einzudringen, so würde sich der bei der Keimung der Cyste austretende Plasmakörper kaum den von einer mächtigen Masse „verkieselter“ Substanz verschlossenen Weg wählen, der ihm die meisten zu bewältigenden Hindernisse bietet, sondern er würde einfach ein entsprechendes Loch an irgendeiner anderen Stelle in der Cystenwand machen, die doch überall sonst viel dünner ist. Die Anlage eines Porus hätte wahrlich keinen Sinn.

Ich kann daher zufolge des Fehlens der Verkieselung, im Vereine mit der zeitlich getrennten Ausbildung von Cystenmembran und Porusverschluß (denn dieser wird erst nach vollendeter Ausbildung der Cyste gebildet, während die Membranbildung zuerst stattfindet), den Porusverschluß nicht ganz so unbedingt als ein zweites Stück der Cystenmembran betrachten, sondern ich sehe in ihm vielmehr eine Bildung sui generis, dazu bestimmt, den Cysteninhalt während der Ruhezeit der Cyste gegen die Außenwelt schützend abzuschließen, bestehend aus einer Substanz, die nicht verkieselt ist, sondern gegebenen Falles, d. h. bei der Keimung der Cyste wahrscheinlich durch Lösung, leicht und rasch entfernt wird, wodurch der Porus gangbar gemacht wird und seine Bestimmung erfüllen kann.[1])

Durch die stoffliche Verschiedenheit des Porusverschlusses erleidet aber das Gewicht eines jener Hauptargumente, die für die nähere Verwandtschaft der Bacillariales zu den Chrysomonadineen sprechen, einige Einbuße.

Der Nachweis von Schwärmerbildung bei einigen Bacillariaceen aus der Gruppe der Centricae (*Biddulphia*, *Coscinodiscus*, *Melosira* usw.) stellt es sozusagen sicher, daß die Bacillariales ebenfalls auf Flagellaten als Ahnen zurückzuführen sind. Den weiteren Darlegungen Pascher's (1914 u. 1921) wird man trotz meines obigen, gegen die Zweischaligkeit der Chrysomonadineen - Cystenwand gerichteten Einwandes nicht unsympathisch gegenüberstehen und auf

[1]) Ich selbst fand keine Gelegenheit mehr, mich mit der Frage nach der stofflichen Natur des Porusverschlusses in einem weiteren Umfange zu beschäftigen. Bedauerlicherweise mußte ich im Frühjahr 1921 meinen Heimats- und so langjährigen Wohnort Igló verlassen und seither legten widrige Verhältnisse aller Art, hier meine Forschertätigkeit in unerwarteter Weise auf unabsehbare Zeit gänzlich lahm.


Digitized by Google

Grund derselben die Möglichkeit dessen, daß die Chrysomonadineae, Heterokontae und Bacillariales einen Stamm gemeinsamen Ursprungs repräsentieren, nicht leicht zu leugnen vermögen. Dennoch fühle ich mich nicht genötigt, meine nunmehr vor 23 Jahren mitgeteilte Auffassung bezüglich der Bacillariales (1900, S. 21) aufzugeben, da so einiges [1]) — glaube ich — sich besser einfügen dürfte, als bei strikter Anerkennung der geistreich begründeten, verlockenden Hypothese Pascher's.

Gödöllö am 15. Juli 1923.

Literaturverzeichnis.

1911 Alexeieff, A.: Sur la position des Monadidés dans la systematique des Flagellés. Quelques observations sur le Monas vulgaris. Signification du Blepharoplaste. Bull. de la Soc. zool. de France T. 36 p. 96—103. Paris 1911. Séance du 23 Février 1911.

1870 Cienkowski: Über Palmellaceen und einige Flagellaten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 6 1870.

1910 Dangeard, P. A.: Études sur le développement et la structure des organismes inférieurs. Le Botaniste sér. 11.

1916 Doflein, F.: Lehrbuch der Protozenkunde. 4. Aufl. Jena 1916.

1914 Lemmermann, E.: Pantostomatinae, Protomastiginae, Distomatinae. Heft 1. Flagellatae I in Pascher, A.: Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Jena 1914.

1922 Oltmanns, Fr.: Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. I. Bd. Chrysophyceae, Chlorophyceae. Jena 1922.

1914 Pascher, A.: Über Flagellaten und Algen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1914 Jahrg. 32 p. 136—160.

1921 —: Über die Übereinstimmungen zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonaden. Ibid. Bd. 39 p. 236—248.

1903 Prowazek, S.: Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenkunde Bd. 2.

1900 Scherffel, A.: Phaeocystis globosa nov. spec ect. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 4 Abt. Helgoland Heft 1.

1911 —: Beitrag zur Kenntnis der Chrysomonadinen. Arch. f. Protistenk. Bd. 22

---

[1]) So vielleicht das Vorhandensein scharf charakterisierter, miteinander wohl verwandter, jedoch nicht enge zusammengehörender, — man könnte beinahe sagen korrespondierender — Gruppen bei den Dinoflagellaten einerseits, bei den Bacillariales andererseits; ich meine die dorsiventralen, prononciert bilateralen Dinophysaceae und die Anklänge mehr an das Radiäre aufweisenden Peridinaceae bei den Dinoflagellata (Peridiniales), die Pennatae und die Centricae bei den Bacillariales. Ferner das Vorkommen formell ähnlicher, sexueller Vorgänge bei Dinoflagellaten (Peridiniaceae) und den Bacillariales.


Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Homologisierung der Chrysomonadencysten mit den Endosporen der Diatomeen.

(Mit einem Anhange „über typische und atypische Chrysomonadencysten“.)

Von

A. Pascher.

(Hierzu 4 Textfiguren.)

In meiner Abhandlung „Über Flagellaten und Algen (Berichte d. Deutschen Botan. Ges. 1914 S. 136), sowie in meinem Aufsatze: Über die Übereinstimmungen zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonaden (ebenda 1921, S. 236) stellte ich die Cysten der Chrysomonaden, die Endosporen der Diatomeen und die Sporen der Heterokonten als homologe Gebilde hin. Bei den Diatomeen (vgl. Fig. 1) z. B. *Chaetoceras* treten endogen verkieselte Sporen auf, die mit einem Deckel verschlossen sind. Bei den Chrysomonaden werden ebenfalls endo-

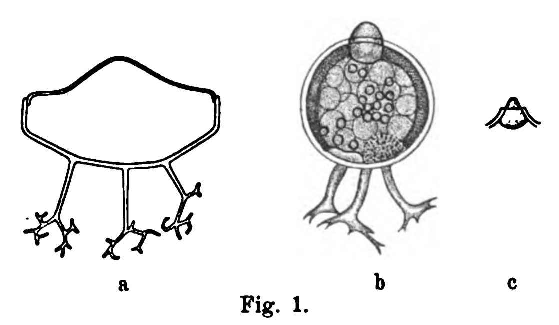


Fig. 1.

a *Chaetoceras*-Endospore (Original).
b Chrysomonaden-Endospore (nach Scherffel).
Bei der *Chaetoceras*-Endospore ist der Deckel innerhalb des anderen Teiles stehend, bei der Chrysomonadenspore ist der Stopfen von innen her eingefügt. Der Deckel der *Chaetoceras*-Spore und der Stopfen der Chrysomonadenspore sind homolog. Bei beiden Sporen die merkwürdigen bäumchenförmigen Anhänge.

Digitized by Google

gene, verkieselte Sporen gebildet (vgl. Fig. 2), deren vordere porusartige Mündung von innen her mit einem Stopfen verschlossen wird. Bei beiden Algenreihen ist demnach die Wand der Sporen zweiteilig. Ich homologisierte den Deckel der Diatomeensporen mit dem Stopfen der Sporen der Chrysomonaden und ihren Porus mit der Öffnung der unteren Schalenhälfte der Diatomeensporen. In bezug darauf verweise ich auf die Fig. 1. Auf Grund dieser Homologisierung und

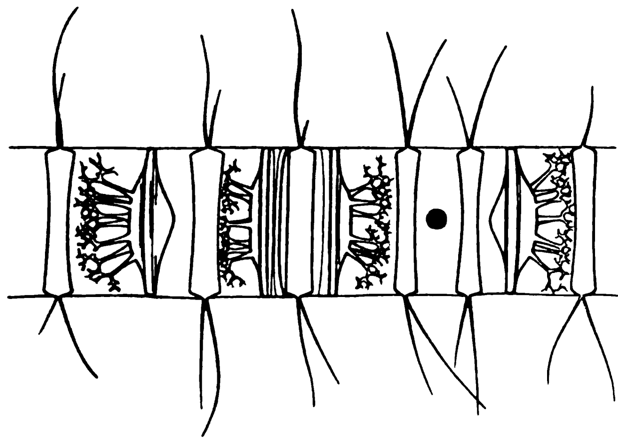


Fig. 2.

Kurze *Chaetoceras*-Kette, an den Enden zwei reife, in der Mitte zwei unreife Endosporen, bei denen der Deckel noch nicht gebildet ist. Der später eingefügte Deckel wird innerhalb des bereits fertigen Membranteiles eingefügt. (Orig.)

vieler anderer übereinstimmender Momente des Zellbaues schloß ich auf eine enge Verwandtschaft zwischen den Diatomeen, Heterokonten und Chrysomonaden und vereinigte sie in den Stamm der Chrysophyta.

Scherffel bestreitet nun in seiner vorstehenden Notiz über die Monascysten die Berechtigung dieser Homologisierung der beiderlei Sporen und zwar, weil

1. bei den *Monas*-Sporen und auch anderen Chrysomonaden im Gegensatze zur eigentlichen Sporenwand der Stopfen nicht verkieselt sei, während die Diatomeenendosporen ganz verkieselt seien;

2. weil bei den Chrysomonaden der Stopfen zeitlich verschieden (später) gebildet werde, als die Sporenwand.

Beide Gegenargumente Scherffel's sind nicht stichhaltig.

ad 1.

Es ist Tatsache, daß die Stopfen der Chrysomonadensporen nicht die gleiche Verkieselung haben, wie der andere Teil der Sporen-

Digitized by Google

wand. Es gibt sicher solche, bei denen gar keine Verkieselung im Stopfen auftritt. Ich sagte bereits, daß der Stopfen im allgemeinen weniger verkieselt sei. Aber ich habe nach wiederholtem Ausglühen der verschiedenartigsten Sporen von Chrysomonaden doch auch gesehen, daß die Cysten nicht immer leer waren. Sie waren wohl ohne Stopfen: aber innerhalb der leeren Sporenwand lag ein unregelmäßiges amorphes Gebilde, das ich nur als den Silikatrest des allerdings nur wenig verkieselten Stopfens bezeichnen kann. Andere Sporen ergaben übereinstimmend mit den Angaben Scherffel's solche Reste nicht. Weitere Sporen, die alle derselben Art angehörten, ergaben in alten Sporen solche Reste, nicht aber in jungen, wenn auch ganz ausgebildeten. Jedenfalls schwankt die Verkieselung der Stopfen sehr, sie kann überhaupt ganz fehlen, sie kann erst bei vorschreitender Entwicklung auftreten. Die einzelnen Formen verhalten sich darin nicht gleich. Nie aber erreicht die Verkieselung des Stopfens den Grad, wie bei dem anderen Teile der Sporenwand.

Dasselbe trifft auch für die *Chaetoceras*-Endosporen zu. Der Deckel der immer jünger ist als der andere Wandteil der Endospore, der Topf, zeigt ebenfalls sehr verschieden weitgehende Verkieselung. Bei vielen Sporen blieb nach dem Ausglühen der Deckel deutlich erhalten, war also ebenfalls, wenn auch weniger stark als der Topf, verkieselt. Oft aber waren nur Spuren des Deckels nach dem Ausglühen vorhanden, oft fehlten alle Reste. Auch bei *Chaetoceras* hängt die Verkieselung nicht nur von dem Entwicklungsgrade der Endospore ab, sondern wohl auch von einer sehr weitgehenden, vielleicht rassenartig fixierten, Variabilität in der Stärke der Verkieselung.

Solche sehr große Schwankungen in der Verkieselung betreffen ja bei den Diatomeen nicht nur die Sporen. Eine Reihe mariner Formen weist auch in den vegetativen Zellen nur schwache, kaum nachweisbare Verkieselung auf und auch bei unseren Süßwasserarten schwankt die Stärke dieser Verkieselung innerhalb einer Art oft in weitem Maße. Das Gleiche trifft, soweit ich sah, auch für den Topfteil der Chrysomonadensporen zu.

So erscheint der erste Einwand, den Scherffel gegen meine Homologisierung der Diatomeenendosporen und der Sporen der Chrysomonaden macht, fehlende Verkieselung des Stopfens der Chrysomonadensporen, in den von ihm beobachteten Fällen, durch die Tatsache des weitgehenden Schwankens in der Stärke der Verkieselung bei Diatomeen und Chrysomonaden überhaupt, nicht als stichhaltig.

Digitized by Google

ad 2.

Gegen die Homologisierung spricht nach SCHERFFEL auch der Umstand, daß bei den Chrysomonadensporen die Sporenwand und der Verschlußstopfen nicht gleichzeitig angelegt werden, der Stopfen erst später von innen her der bereits gebildeten Sporenwand eingefügt wird. Der Einwand SCHERFFEL's wäre dann berechtigt, wenn bei den Diatomeenendosporen z. B. *Chaetoceras* der Verschlußdeckel der Endospore gleichzeitig mit dem anderen Wandteile gebildet würde. Es scheint SCHERFFEL ganz entgangen zu sein, daß dies bei den Diatomeen niemals gleichzeitig geschieht. Jedes reichlichere Material von *Chaetoceras* mit Endosporenbildung zeigt massenhaft in Bildung begriffene Endosporen (vgl. Fig. 2), von denen erst der untere Teil der Spore und dieser schon ganz fertig ausgebildet ist, während der abschließende Deckel noch völlig fehlt und keine Spur davon zu sehen ist. Genau so wie man auch Stadien findet, in denen der Topfteil der Endospore bereits kräftig ausgebildet ist, während der Deckel erst als allerzarteste Anlage, als sehr feine Kontur bemerkbar wird. Auf diese zeitlich getrennte Bildung der beiden Sporenwandteile bei den Diatomeenendosporen habe ich wiederholt hingewiesen und auch Figuren von solch halbfertigen *Chaetoceras*-Sporen, denen der Deckel noch völlig fehlt, wiedergegbeen. Sie sei nach Mikrophotographien gezeichnet auch hier eingestellt.

Der zweite Einwand SCHERFFEL's wird also ebenfalls durch die Tatsachen widerlegt.

Damit entfallen die Einwände SCHERFFEL's gegen die Homologisierung der beiden Sporen. Es sei aber auch hier noch auf zwei Tatsachen hingewiesen, die die enge Verwandtschaft erkennen lassen.

1. Nicht bei allen Chrysomonadensporen ist der Verschlußanteil stopfenartig entwickelt. Es gibt Chrysomonaden, bei denen der Porus zwar nicht größer ist als sonst, bei denen aber der Stopfen sich nach innen um das Doppelte bis Vierfache verbreitert. Und ferner Sporen, bei denen auch der Porus viel weiter ist und der Verschlußstopfen mehr die Form eines kleinen gebogenen Plättchens oder Deckelchens hat (vgl. Fig. 3). Gerade diese Formen zeigen aber, welchen Entwicklungsgang der Stopfen in seiner typischen Form zurückgelegt hat: er ist eben der zweite obere Schalenteil der Cyste, der bei den allermeisten Cysten der Chrysomonaden sich stopfenartig verkleinert. Nur darin liegt im Cystenbau die Sonderentwicklung der Chrysomonaden.

2. Auch SCHERFFEL betont die merkwürdige Tatsache, daß der Stopfen der Chrysomonaden von i n n e n her der Spore eingefügt ist.

Digitized by Google

Gerade diese Merkwürdigkeit wird aber nur verständlich aus der Homologisierung der Spore der Chrysomonaden mit der der Diatomeen resp. der des Stopfens mit dem Deckel. Wie ich schon 1921 betonte und gerade vorstehend erörterte, ist bei den Endosporen von *Chaetoceras* und aller anderen Diatomeen, der Deckel der jüngere der beiden Schalenteile, der erst später in die Spore eingefügt wird. Nun ist es eine allgemeine Tatsache, daß bei allen Diatomeen (und auch bei den Heterokonten) der jüngere Schalenteil immer innerhalb des älteren, nie außerhalb dieses, nie um diesen herum angelegt wird. Und tatsächlich kann man auch bei den Endosporen der *Chaetoceras*-Arten den Deckel innerhalb der unteren Schale der Spore sitzen sehen, besonders bei halbgeöffneten oder gedrückten Sporen.

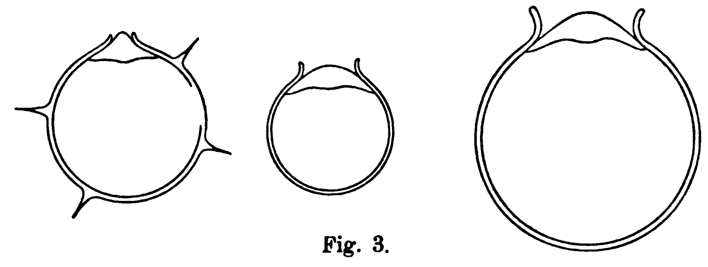


Fig. 3.
Chrysomonadensporen, deren Stopfen mehr oder weniger deckelartig ausgebildet ist.

Ist aber der Stopfen der Chrysomonadenspore homolog der Spore der Diatomeen, so muß er auch die gleiche Einfügung in die Sporenwand zeigen, wie der Deckel der *Chaetoceras*-Spore in den unteren Schalenteil — also innerhalb der unteren Schale, also innerhalb des Porus zu liegen kommen. Das ist aber tatsächlich der Fall — ob der Stopfen bei den Chrysomonaden klein oder deckelartig ist, immer ist er innerhalb des anderen Schalenteiles gelagert, er ist der Sporenschale von innen her angefügt.

Gerade darin sehe ich eines der wichtigsten Argumente für die Homologisierung der beiden Sporen und in der Tatsache dieser Homologie unter vielen anderen Beweisen einen wichtigen Beweis für die Richtigkeit meiner Annahme der engeren Verwandtschaft zwischen den Diatomeen und Chrysomonaden.

Anhang.

Über typische und „atypische" Cystenbildung bei den Chrysomonaden.

Im allgemeinen Teile meiner Chrysomonadenbearbeitung für die Süßwasserflora Deutschlands usw. (Bd. II, S. 1) unterschied ich auf

Digitized by Google

Grund der damaligen Kenntnisse zwischen typischer und atypischer Sporenbildung bei den Chrysomonaden. Typisch war sie dann, wenn sie endogen erfolgte und zu verkieselten Cysten mit Porus und Stopfen führte.

Mit solcher Bildung stimmte aber nicht überein die Bildungsweise der Sporen, wie ich sie an *Chrysapsis* und *Pyramidochrysis* — unzweifelhaften Chrysomonaden — beobachtete. Hier schien es, als erfolgte sie in der Weise, daß der Protoplast, der einen ausgesprochenen Periplasten besaß, sich kugelig zusammenzog und eine Spore lieferte, deren Wand eben der zusammengezogene Protoplast war. Hier schien also die Cystenbildung nicht endogen zu verlaufen, auch von einem Porus und Stopfen konnte nichts gesehen werden. Diese Bildungsweise nannte ich damals atypisch.

Es schien mir nun unwahrscheinlich zu sein, daß bei einer so einheitlichen Flagellatengruppe wie bei den Chrysomonaden in der Sporenbildung zwei so verschiedene Bildungsweisen vorhanden sein sollten. Ich vermutete für mich, daß bei den Formen mit atypischer Sporenbildung irgendwie der typische Vorgang nur verdeckt werde, im Wesen aber vorhanden sei.

Diese Vermutung wurde bestätigt durch Beobachtungen an einer *Chromulina*, die einen derben, wenn auch nicht starren Periplasten hatte. Auch hier begann die Sporenbildung mit deutlichen metabolischen Formveränderungen und Kontraktionen des Protoplasten, denen der derbe mit Warzen versehene Periplast folgte. Der Protoplast zeigte eine leichte Torsion, die dem Periplasten eine leicht schraubige, erst sekundär entstandene Anordnung der Warzen gab. Dann rundete sich der Protoplast ganz ab und wurde kugelig und der derbe Periplast schien die derbe Wand der Spore zu bilden Der Periplast schien in diesem Zustande nicht direkt dem Sporenprotoplasten anzuliegen, sondern erschien leicht von ihm abgehoben zu sein (vgl. Fig. 4b, c). Diese Abhebung des Periplasten war aber nur scheinbar. Günstige Stadien zeigten, daß diese Abhebung an einer Stelle unterbrochen war, und dort schien es als hinge Protoplast und der abgehobene Periplast mit einem kleinen Zäpfchen zusammen. Dieser seltsame Befund aber fand seine Erklärung als an einem anderen Stadium gesehen werden konnte, daß sich dieses Zäpfchen nach innen verbreiterte und genau so aussah wie der Stopfen normaler endogen gebildeter Chrysomonadensporen.

Die eingehendere Prüfung weiterer Stadien brachte auch die völlige Aufklärung dieses Falles und auch der anderen bisher be-

Digitized by Google

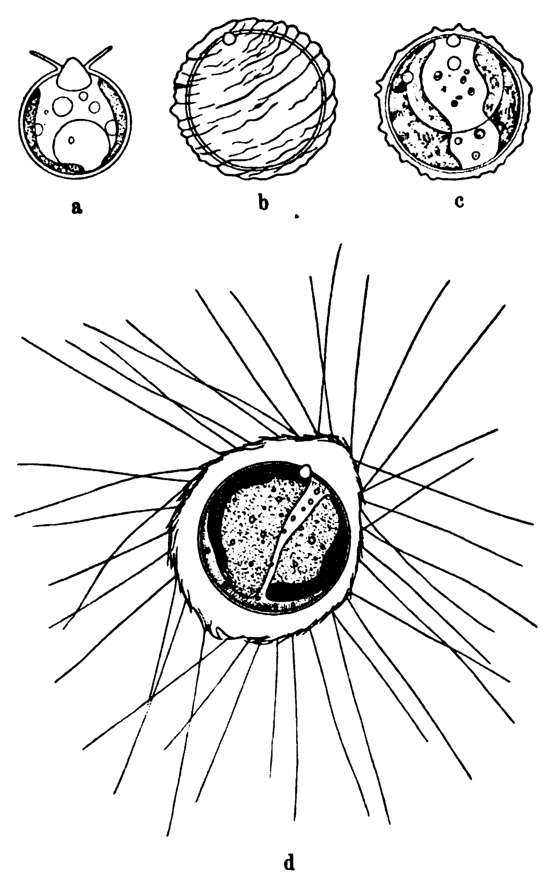


Fig. 4.

a *Ochromonas* spec., dessen Protoplast nur eine zarte Hautschicht hatte, die bei der Sporenbildung völlig eingeschmolzen wurden, so daß die Sporenwand frei liegt. (Orig.)

b, c *Chromulina* spec., deren Hautschicht in der Form eines derben Periplasten ausgebildet war, der bei der Sporenbildung nicht mehr eingeschmolzen wird, doch aber noch so schmiegsam ist, daß er sich außen der Sporenwand dicht anlegt und dadurch oft die eigentliche Sporenwand undeutlich macht. b Eine solche Spore von außen gesehen. c Dieselbe Spore im kombinierten optischen Längsschnitt. (Orig.)

d *Mallomonas mirabilis* Conrad (nach Conrad). Die Hülle relativ derb und steif und nicht schmiegsam. Bei der Sporenbildung behält sie die ursprüngliche Form bei und steht weit von der fertigen Spore ab.

kannten Fälle atypischer, nicht endogener, Cystenbildung.

Auch bei diesen Fällen erfolgt die Sporenbildung endogen, auch hier kommt es zur Bildung einer Glasspore mit Porus und Stopfen. Der Unterschied gegenüber der typischen Bildung liegt nur in einer ganz unwesentlichen Einzelheit. Hier legt sich bei der Sporenbildung der relativ derbe, doch noch schmiegsame Periplast der endogen gebildeten, eigentlichen Sporenwand dicht an und bleibt auch noch an der fertigen Spore als derbe, äußere Hülle erhalten. Da aber dieser Periplast, der nun der Hülle dicht anliegt, mit seiner Verfärbung und seiner Skulptur die darunter liegende eigentliche Silikatspore verdeckt, so kommt diese gar nicht recht zur Beobachtung und es wird der Eindruck erweckt, als würde wie bei anderen Flagellaten der Periplast direkt

Digitized by Google

zur Sporenwand und die Sporenwand erfolgte hier nicht wie bei den anderen Chrysomonaden endogen.

Das trifft auch für die bis jetzt beobachteten anderen Fälle von „nicht endogener“ Sporenbildung zu, *Pyramidochrysis* und *Chrysapsis*: auch hier war unter der derben durch den Periplasten gebildeten äußeren Sporenhülle und den Protoplasten ein heller Hof zu sehen, der nach der derzeitigen Kenntnis dieser Dinge eben die Silikatschale der eigentlichen endogen gebildeten Spore darstellt.

Es scheinen bei den Chrysomonaden folgende Verhältnisse vorzukommen. Entweder der Periplast ist sehr zart, dann wird er bei dem Encystierungsprozeß völlig eingeschmolzen und wenn der ganze Protoplast in der endogen angelegten Cyste untergebracht ist, liegt diese Cyste frei da (vgl. Fig. 4 a). Das trifft für die meisten nackten oder nur mit schwach differenzierter Hautschicht versehenen Formen zu.

Ist die Hautschicht sehr derb, durch mannigfache Auflagerungen fast starr, dann erfolgt die ganze Cystenbildung innerhalb dieser Hülle, die reife Spore liegt dann in der locker stehenden sonst leeren Hülle drinnen, wobei die Hülle wegen ihrer größeren oder geringeren Steifheit ihre Form beibehalten hat (Fig. 4 d).

Es gibt aber Fälle bei denen der Periplast noch nicht so derb ist, wie bei den zuletzt genannten Formen, er ist aber dennoch nicht mehr so wenig selbständig, wie bei der ersten Gruppe. In diesen Fällen, wird er nicht eingeschmolzen, er behält aber auch seine Form nach der Cystenbildung nicht bei, sondern er legt sich bei der Bildung der endogen gebildeten Cystenwand dieser an und umhüllt die Cyste außen mit einer enganliegenden derben Hülle, die unter Umständen, die eigentliche Sporenwand und ihre Struktur völlig verdecken kann (Fig. 4 b, c).

Der erste Fall wird durch viele nackte Chrysomonaden, der zweite z. B. durch die vorgenannte *Chromulina* (Fig. 4 b, c), durch *Chrysapsis* und *Pyramidochrysis*, vielleicht auch durch *Microglena* und *Hymenomonas*, die noch weiche und schmiegsame Hüllen haben, und wohl auch durch die Cocolithophoraceen, der dritte aber durch *Mallomonas* (Fig. 4 d), *Synura* und andere Formen mit derben, starren Hüllen wiedergegeben.

In allen Fällen aber erfolgt die Cystenbildung endogen. Die Unterscheidung in typische und atypische Cystenbildung bei den Chrysomonaden hat zu fallen.

Prag, II. vinična 3 a. Ende 1923.


Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Neue oder wenig bekannte Protisten. XII.
Neue oder wenig bekannte Flagellaten. XI.
Beschreibung neuer Flagellaten aus Rußland.

Von

E. Wermel.

(Hierzu 9 Textfiguren.)

---

1) *Mallomonas quadricornis* nov. spec.

Zellen gegen das Ende deutlich gekrümmt, gestreckt walzlich ellipsoidisch, gegen das Ende lang und scharf zugespitzt, vorn stumpf. Vorn seitlich, etwas asymmetrisch zueinander vier Borsten, die ziemlich derb, an der Basis wahrscheinlich hohl, kaum halb so lang sind wie die Zelle. Membran sehr zart. Geißel ungefähr $^1/_8$ körperlang. An ihrer Basis eine große unkontraktile Vakuole, zu ihren beiden Seiten je eine kontraktile. Zwei Chromatophoren, ziemlich klein, schmal, schnurartig, ungefähr halb so lang wie die Zelle. Kern in der Mitte der Zelle. Leukosinbällchen in großer Menge.

Länge der Zelle 30 μ, Breite 6—7 μ.

In großer Menge im Woronzowischen Teich, in der ersten Hälfte des Mai.

2) *Mallomonas fusiformis* spec. nov.

Zelle ellipsoidisch, Schuppen klein, ungefähr in einem Winkel von 45° abstehend, dabei dicke Borsten an beiden Enden, die hinteren etwas länger als die vorderen, in der Richtung des Endes, an dem sie stehen, orientiert. Zwei Chromatophoren, grell gelbbraun, und sich mit den Rändern berührend. Geißel sehr lang. Länge der Zelle 30 μ, Breite 14 μ.

Aus einem Moortümpel beim Dorfe Lutzino.


Digitized by Google

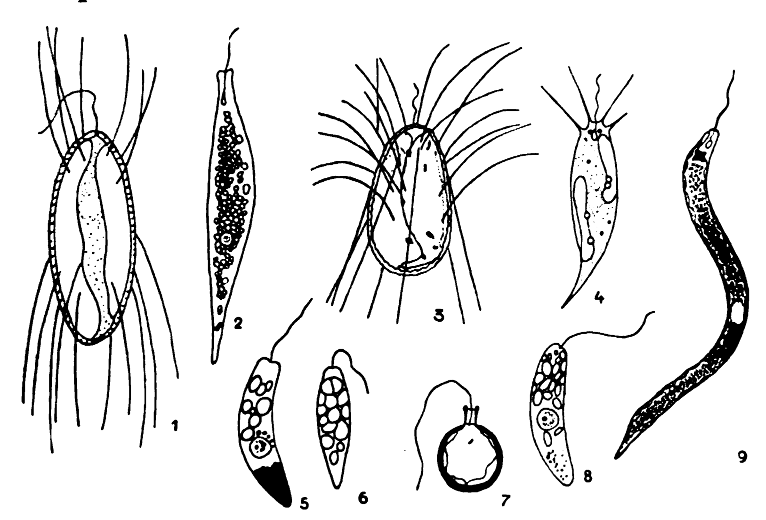
3) ***Mallomonas Moskowensis*** nov. spec.

Zelle ellipsoidisch-eiförmig, beidseits breit abgerundet. Schuppen nicht sehr groß, dünn in ihrer Form der von *Mallomonas alpina* Pascher gleichend, Borsten sehr dünn, alle in einem spitzen Winkel zur Zelle stehend, doch von zweierlei Form: die einen (weitaus die Mehrzahl) nach vorn gerichtet und nach außen gebogen, die anderen gerade und schief nach rückwärts gerichtet. Diese oft in geringerer Anzahl vorhanden. Zwei Chromatophoren, die die ganze Zelle auskleiden. Geißel relativ kurz, kaum halb so lang wie die Zelle. In der Zelle sehr viel Leukosin in der Form dicker, gebogener Stäbchen.

Länge der Zelle 25 μ, Breite 12 μ.

In stillen Buchten des Moskawaflusses und in einem kleinen Nebenfluß des Moskwa.

Ohne Zweifel gehört diese neue Art in eine Reihe mit *Mallomonas alpina* Pascher und *Mallomonas helvetica* Pascher.



1. *Mallomonas fusiformis.* 2. *Menoidium distractum.* 3. *Mallomonas Moskowensis.* 4. *Mallomonas quadricornis.* 5, 8. *Menoidium semilunaris.* 6. *Menoidium semilunaris* var. *vulgaris.* 7. *Trachelomonas longicollis.* 8. *Euglena sima.*

4) ***Euglena sima*** nov. spec.

Körper sehr lang, wenig matabolisch, basal sehr lang und spitz verschmälert, vorn stumpf. Membran sehr zart, dünn und glatt. Geißel kurz. Schwimmbewegung schlecht, dafür ausgesprochene Lokomotion durch wurmartige Bewegungen. Chromatophoren klein, scheibchenförmig, in großer Anzahl, leicht einseitig vorgewölbt.

Digitized by Google

Pyrenoide fehlen, Paramylon in der Form zahlreicher kleiner in die Länge gezogener Körnchen. Kern in der Mitte der Zelle, hier die Zelle fast ganz ausfüllend. Teilung und Cysten nicht beobachtet.

Zelle 170—200 μ lang, 10—11 μ breit. Geißel nur 15 μ lang.

Ende Juli in großer Zahl in einem Teiche Sima gefunden und auch in daneben liegendem Torf.

5) ***Trachelomonas longicollis*** spec. nov.

Schale glatt und rund, hellbraun, mit 9 μ Durchmesser. Halskragen röhrenförmig vorgezogen, gegen das Ende verdickt. Nur zwei Chromatophoren. Sonst der *Trachelomonas volvocina* gleichend.

Aus einem Moortümpel beim Dorfe Lutzino.

6) ***Menoidium semilunaris*** nov spec.

Die Zelle ist deutlich, fast halbmondförmig gebogen, basal leicht gestreckt und verschmälert und abgerundet, das Vorderende abgestumpft mit einer Einsenkung, aus welcher die Geißel entspringt. Membran sehr zart, glatt. Paramylon in geringer Zahl, von zweierlei Art. Große Körner, etwa 8 μ lang, in der vorderen Hälfte bis etwa zum etwas unter der Mitte gelegenen Kerne. Von hier ab im hinteren Ende der Zelle, zahlreiche, sehr kleine runde Körnchen. Die Menge des Paramylons nimmt gegen den Herbst ab. Zuerst werden die kleinen Körnchen aufgebraucht. Der Kern ist groß mit einem deutlichen Caryosom. Längsteilung.

Länge 30—35 μ, Breite 7—9 μ.

Aus einem Moortümpel beim Dorfe Lutzino.

7) ***Menoidium semilunaris*** var. ***regularis*** nov. var.

Unterscheidet sich von der typischen Form durch die regelmäßige Gestalt und den völligen Mangel an Paramylon im basalen Zellende. Sonst mit der typischen Form übereinstimmend.

Länge 30 μ, Breite 7—9 μ.

Ebenfalls im vorgenannten Teiche Sima.

8) ***Menoidium distractum*** nov. spec.

Zelle nach beiden Enden zu gestreckt und verschmälert, basal mehr als vorn. Vorderende abgestumpft, mit einer Einsenkung, aus der die Geißel kommt. Membran nicht sehr dünn, ganz glatt. Paramylonkörner zahlreich, recht groß, von unregelmäßiger Form, unter der Cuticula fast ganz fehlend. Kern verhältnismäßig klein. Caryosomzone leicht sichtbar.

Länge 75 μ, Breite 9 μ.

Aus einem Moortümpel beim Dorfe Lutzino.


Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Laboratorium der hydrobiologischen Station des Institutes der experimentellen Biologie zu Moskau — Vorstand S. Skadowsky.)

Zur Biologie der Flagellaten eines Moortümpels.

Von

E. Wermel.

(Hierzu 2 Textfiguren.)

Die vorliegende Notiz stellt einen Teil der Forschung dar, die im Sommer 1922 an der hydrobiologischen Station unternommen wurde. Als Untersuchungsobjekt war ein kleiner aber sehr charakteristischer Moortümpel gewählt, der unweit vom Dorfe Lutzino liegt. Mit Rücksicht auf die Hauptaufgabe der Station wurde mir vom Leiter des Laboratoriums (Dr. Skadowsky) vorgeschlagen, alle Ergebnisse der faunistischen Untersuchung mit den chemischen und mit den physikalischen Ergebnissen der Wasseruntersuchung, die von ihm selbst ausgeführt wurde, zu vergleichen.

Man dachte bisher, daß die niederen Organismen typische Kosmopoliten seien. In der Literatur wurde öfters die Meinung ausgesprochen (L. Iwanoff), daß dort, wo die Lebensbedingungen mit großen Hindernissen verbunden seien, man eine Reihe von Organismen zu erwarten habe, die nur eine sehr geringe Verbreitung haben.

Der von uns untersuchte Moortümpel hat zweifellos sehr viel Spezifisches an sich. Die physiko-chemische Analyse ergab, daß das Wasser dieses Moortümpels eine ausgesprochene sauere Reaktion gibt, pH etwa 3, 2—4. Bei einer solchen aktiven Reaktion kommen die meisten Süßwasserorganismen, besonders Protisten, um. Die



chemische Analyse ergab, daß das Wasser des Moortümpels reich an Huminstoffen ist und außerdem Eisen enthält.

Es wurden von mir 8 neue Arten gefunden, von denen vier in der nachstehenden Notiz beschrieben sind. Die anderen verlangen noch eine gründlichere Untersuchung. Es ist schwer zu sagen, ob man die Zahl der von mir beobachteten neuen Arten in Zusammenhang mit der im allgemeinen noch geringeren Kenntnis der Flagellaten überhaupt bringen darf oder mit der Tatsache, daß diese Arten eine sehr enge ökologische Verbreitungszone haben. Mir selber scheint die letztere Annahme als die wahrscheinlichere.

Die Flagellaten der Übergangszone sind nicht weniger typisch als die der Zentralzone. Es fanden sich auch hier neue Arten. Die mittlere Zone ist natürlich im gesamten Umkreis verschieden. Wir konnten nur zwei nahe beieinander gelegene Stellen untersuchen, wobei sich wenn auch nicht sehr große doch stetige und deutliche Unterschiede ergaben.

I. Stelle — Formen, die gewöhnlich gefunden wurden:

Trachelomonas volvocina Ehrbg.
„ *longicollis* n. sp.
Synura uvella Ehrbg.
Dinobryon cylindricum var. *palustris*.
Carteria obtusa.
Chlamydomonas spec.
Mallomonas fusiformis n. sp.

Am häufigsten davon ist *Trachelomonas volvocina*, während die anderen außer *Synura* und *Carteria obtusa* nur in geringer Zahl vorhanden sind.

Außerdem wurden hier gefunden:

Trachelomonas hispida.
Euglena proxima.
Cryptomonas erosa.
„ *ovata*.
Astasia Dangeardii.
Menoidium semilunaris n. sp.
Chilomonas oblonga.

II. Stelle — Formen die immer vorkommen:

Trachelomonas volvocina Ehrbg.
Euglena proxima Dangeard.
Synura uvella Ehrenberg.
Rhipidodendron Huxleyi Kent.
Menoidium distractum n. sp.

Formen die nicht immer vorkommen:

Trachelomonas obovata Srokes.
Cryptomonas ovata Ehrenberg.
Phacus pleuronectes Duj.
Chlamydomonas spec.
Carteria obtusa.
Astasia Dangeardii Lemm.
„ *Klebsii* Lemm.
Menoidium semilunaris nov. spec.

Vom faunistischen Standpunkt aus stellt die Uferzone nichts Bestimmtes dar. Die Pfützen dieser Zone sind permanent und haben

Digitized by Google

nur wenig Spezifisches, was sonst dem Moortümpel eigen ist. Die Fauna dieser Zone besteht aus einzelnen überall häufigen Formen, die deshalb nicht hier aufgezählt werden.

Obwohl einzelne Wasserbecken des Moortümpels sehr nahe beieinander liegen, so unterscheiden sich doch ganz benachbarte deutlich in ihrer Fauna. Das bezieht sich sowohl auf die mittlere Zone des Moores wie auch des Zentrums. Hier spielen sicher auch die Beleuchtung wie auch die Wassermenge eine große Rolle. Besonders auffallend ist der Unterschied in der Fauna zweier Pfützen, die an der Grenze zweier Zonen liegen, und vor allem an der Stelle, die gerade an der Grenze zwischen Zentrum und mittlerer Zone liegt.

Bei trockenem Wetter gleicht die Fauna dieser Stelle der des Zentrums, umgekehrt ist seine Fauna bei Regenwetter der der mittleren Zone gleich. Hier wirkt ohne Zweifel die wechselnde Konzentration des Sumpfwassers bestimmend. Bei sehr trockenem Wetter bleibt auch in der mittleren Zone nur sehr wenig Wasser über und ihre Fauna gleicht dann der des Zentrums. Natürlich ruft das Austrocknen auch eine Veränderung der physikalisch-chemischen Verhältnisse hervor: die aktive Reaktion neigt dann mehr zur sauren und nähert sich somit der des Zentrums. Es wandern also beim Austrocknen die Flagellaten aus dem Zentrum nach der Peripherie und dies geschieht parallel mit der Veränderung der Reaktion. Das ist graphisch auf der umstehenden Kurve (Fig. 1) dargestellt, hier sind auf der Ordinate die pH-Größen auf der Abszisse die Daten aus den entnommenen Wasserproben eingetragen. Der gestrichelte Streifen gibt die Grenzen an, innerhalb welcher sich *Carteria obtusa* am besten entwickelt.

Weiter wird die Kurve der Reaktionsveränderungen an irgendeiner Stelle im Laufe einer bestimmten Periode angegeben. An den Tagen an denen die aktive Reaktion an einer bestimmten Stelle mit den Entwicklungsstufen des gegebenen Organismus zusammenfällt, muß die betreffende Art in um so größerer Zahl auftreten.

Die Beobachtungen haben dies bestätigt. Ebenso läßt sich beobachten, wie eine Reihe von Formen nur bis zu einer bestimmten Grenze die Säure vertragen können. Es sind dies Arten, die nur in der mittleren Zone vorkommen. Sie müssen während des Austrocknens des Sumpfes verschwinden. Dazu gehört *Trachelomonas volvocina*, obwohl diese Art sehr lebensfähig ist, verschwindet sie doch überall während der Austrocknungsperiode.

Auf der Figur 2 ist die Kurve der Veränderung der aktiven Reaktion einer Stelle der Übergangszone im Laufe zweier Monate


Digitized by Google

wiedergegeben. Die schwarzen Kreise bezeichnen die Anwesenheit von *Trachelomonas,* die weißen die Abwesenheit dieser Gattung. Genaue quantitative Zählungen würden das Abnehmen dieser Art parallel zum Säureanwuchs noch deutlicher zeigen. Demnach zeigen auch die Flagellaten ebenfalls genau so wie die Makrophyten eine gebundene Verteilung.

Die physiko-chemische Analyse andererseits zeigt, daß die aktive Reaktion in den verschiedenen Zonen verschieden, in jeder aber konstant ist. Es ist allerdings sehr schwer ohne experimentelle

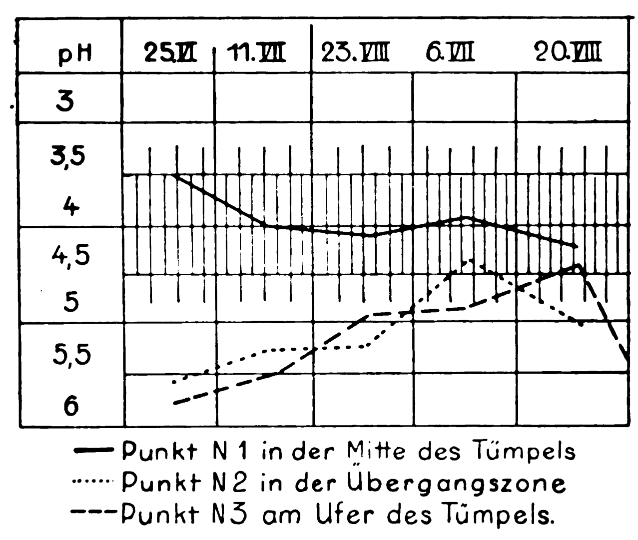


Fig. 1. Verbreitung von *Carteria obtusa* und die pH-Veränderungen im Hutgino-Tümpel (Punkte n n', 2 u. 3).

Prüfung zu sagen, worin die Ursache dieser Verteilung der Flagellaten, sowie der Verschiebung die sich beim Trockenwerden oder dem Wiederauffüllen mit Wasser der Tümpel liegt. Es scheint aber sehr wahrscheinlich zu sein, daß der Index pH eine große wenn nicht die ausschlaggebende Rolle spielt. Aus physiologischen Experimenten ist es bekannt, daß die Veränderung der H-Ionenkonzentration einen sehr großen Einfluß auf die Protozoen hat, andererseits kann man aber auch zur gleichen Schlußfolgerung kommen, wenn man alle anderen Faktoren ausschließt.

Die Wärme: die Erwärmung solch kleiner Pfützen ist fast überall dieselbe (Maximaltiefe 30 cm); im Durchschnitte ist die Temperatur der Übergangszone höher und dennoch verhindert beim

Digitized by Google

Austrocknen die Erhöhung der Temperatur nicht die Entwicklung typischer Moortümpelformen in der Übergangszone.

Die Beleuchtung ist überall die gleiche. Die Wassermenge (die Größe der Pfützen) unterscheidet sich nur sehr wenig, da man auch im Zentrum größere Pfützen finden kann. Der verschiedene Gehalt an organischen Stoffen (Humus) ist von großer Bedeutung beinahe von derselben, wie der der aktiven Reaktion. Aber es ist dennoch zweifelhaft, ob dieser Faktor die geschilderte zonare Verbreitung, sowie das Wandern der Flagellaten sehr beeinflußt, um so mehr als

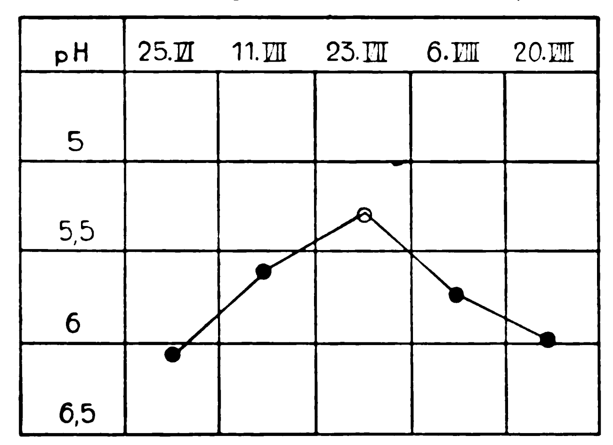


Fig. 2. Die Verteilung von *Trachelomonas volvocina* im Lutzius-Tümpel im Zusammenhang mit pH-Veränderungen.

in der Übergangszeit die Oxydation recht hoch ist. Endlich spricht auch der Gehalt an Eisen für unsere Anschauung. *Trachelomonas*, die für die Bildung ihrer Schalen Eisen verlangt, entwickelt sich vielleicht gerade deshalb so gut auch in der Uferzone. Hier entwickelt sich auch *Rhipidodendron Huxleyi*, welches gewiß auch Eisen für die Bildung seines Stieles, auf dem die Kolonie sitzt, braucht. (In der Literatur konnte ich nichts über den Eisenbedarf von *Rhipidodendron* finden, aber für *Anthophysa* ist er nachgewiesen.) Im Zentrum kommen die genannten Formen gar nicht vor; sie entwickeln sich hier gar nicht, obwohl der Gehalt an Eisen, dort, wie bereits oben gesagt, derselbe ist. Es muß für diese Organismen hier ein anderer hemmender Faktor sein, wir denken an die aktive Reaktion.

Die Flagellatenfauna des Moortümpels stellt eine sehr typische Gruppe solcher Formen dar, bei denen eine ausgesprochene saprophy-

Digitized by Google

tische Ernährung vorhanden ist. Die Witterungsschwankungen waren nicht groß.

Sie äußerten sich hauptsächlich im Trockenwerden des Tümpels.

Die stets vorkommenden Formen sind nachstehende:

Carteria obtusa [1])

2 Arten aus der Ordnung der Volvocales, ohne Chromatophoren doch mit Augenfleck.

Chilomonas oblonga.
Astasia Dangeardi Lemm.
Menoidium seminularis nov. spec.

Außerdem wurden im Laufe des Sommers gefunden,

Oicomonas termo Kent.
Scytomonas sp.
Salpingoeca ringens Kent.
Cryptomonas crosa Ehrbg.
Dinobryon cylindricum var. *palustre.*
Euglena intermedia Schmitz.
Chromulina ovalis Klebs.
Chromulina mikroplankton Pascher.

Es sei betont, daß die Gattung *Chromulina* in diesem Moortümpel sehr häufig ist, und gewiß hier mehrere neue Arten vorliegen, von denen zwei später eine eingehendere Beschreibung finden werden. Die von mir bis jetzt genannten Arten „*ovalis*“ und „*mikroplankton*“ werden in der Süßwasserflora Deutschlands Österreichs und der Schweiz als sehr nahestehende Arten bezeichnet, was gewiß nicht bestritten werden kann.

Genaue Untersuchung zeigte ferner, daß der Moortümpel sich allmählich vom Zentrum gegen die Ufer verändert und es lassen sich drei Hauptzonen unterscheiden: a) die zentrale Grundzone, b) die mittlere Zone, c) die Uferzone.

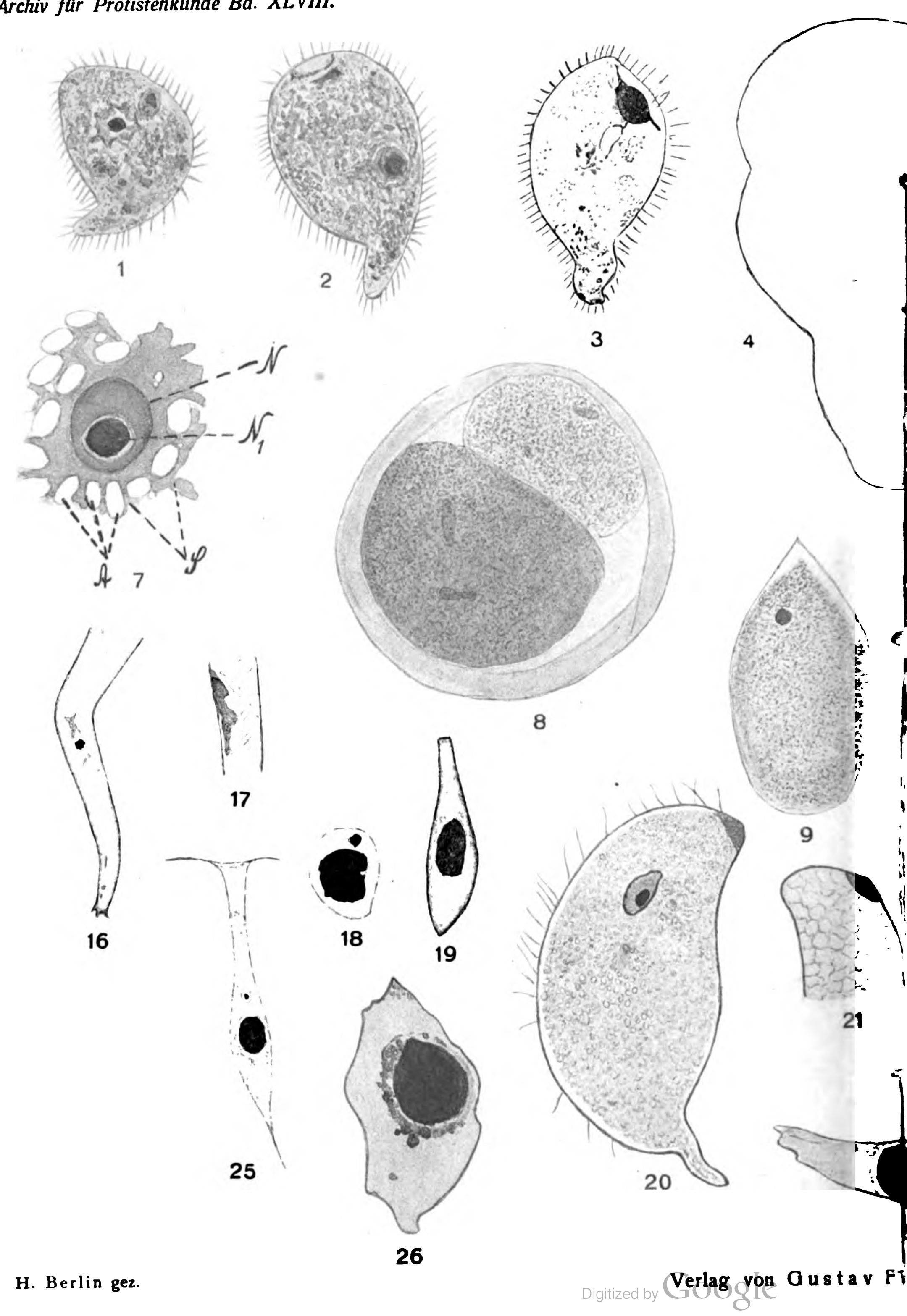
Die physiko-chemische Untersuchung ergab, daß die aktive Reaktion ph vom Zentrum gegen die Ufer sich verändert.

In der mittleren, oder in der Übergangszone schwankt ph zwischen 4, 5 und 6; in der Uferzone haben wir eine neutrale Reaktion pH = 7. Es sei bemerkt, daß in der Übergangszone der Gehalt an Eisen sich nicht vermindert, eher zunimmt.

[1]) Die Volvocales wurden mangels einer zusammenfassenden Darstellung dieser Flagellatenreihe nicht genauer studiert.

Digitized by Google

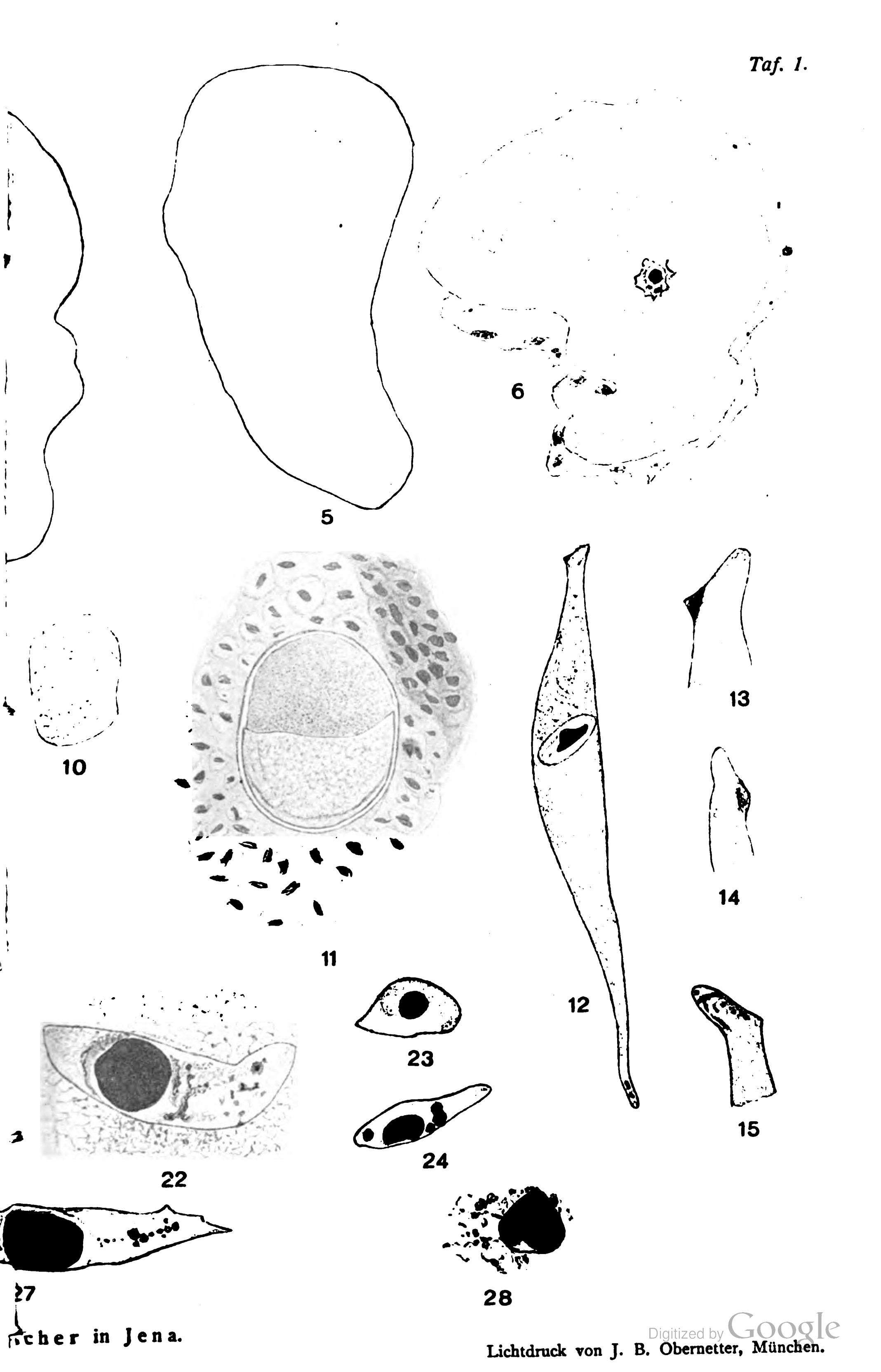
Digitized by Google



H. Berlin gez.

Verlag von Gustav Fi

Digitized by Google



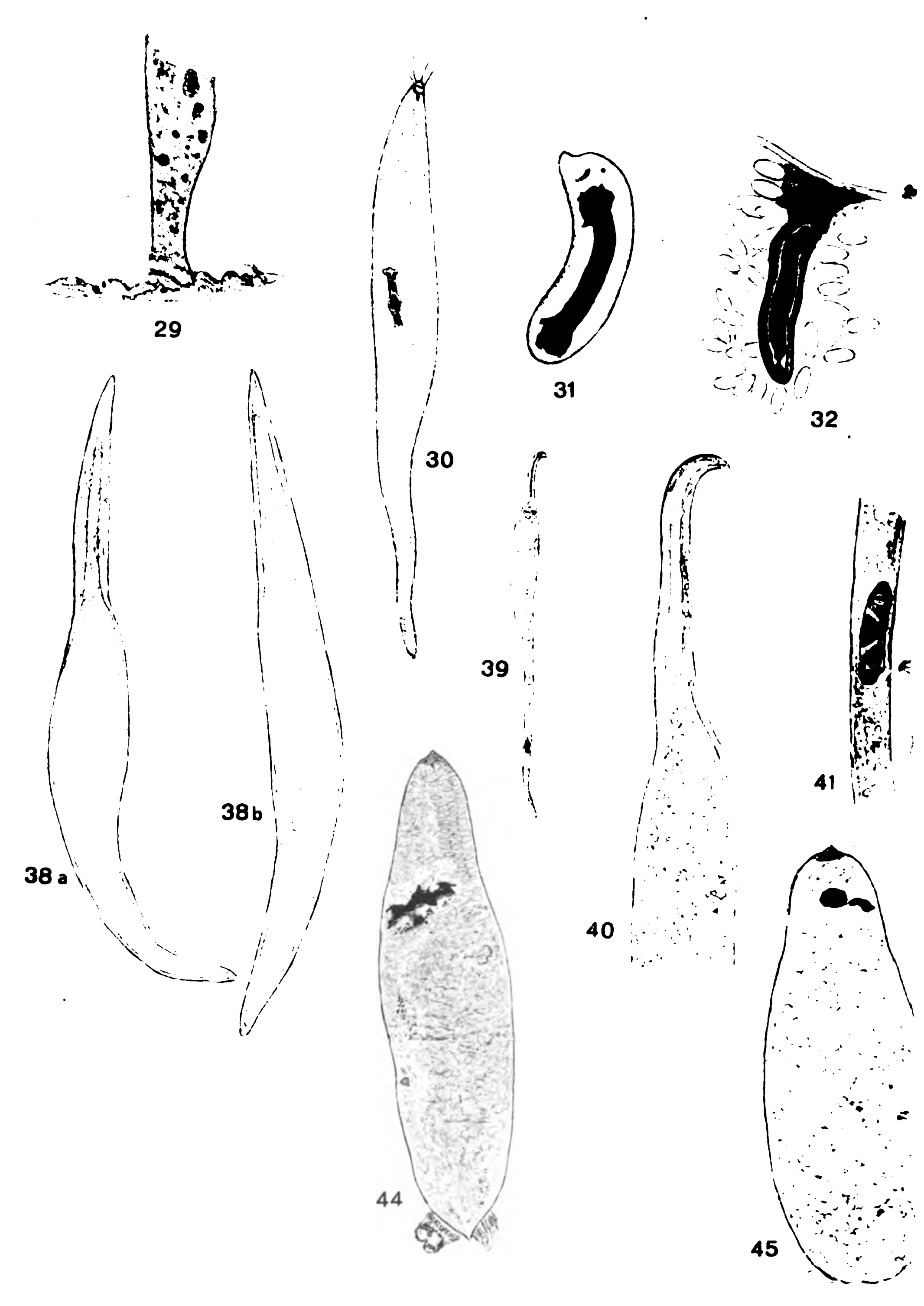
[...]cher in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

Digitized by Google

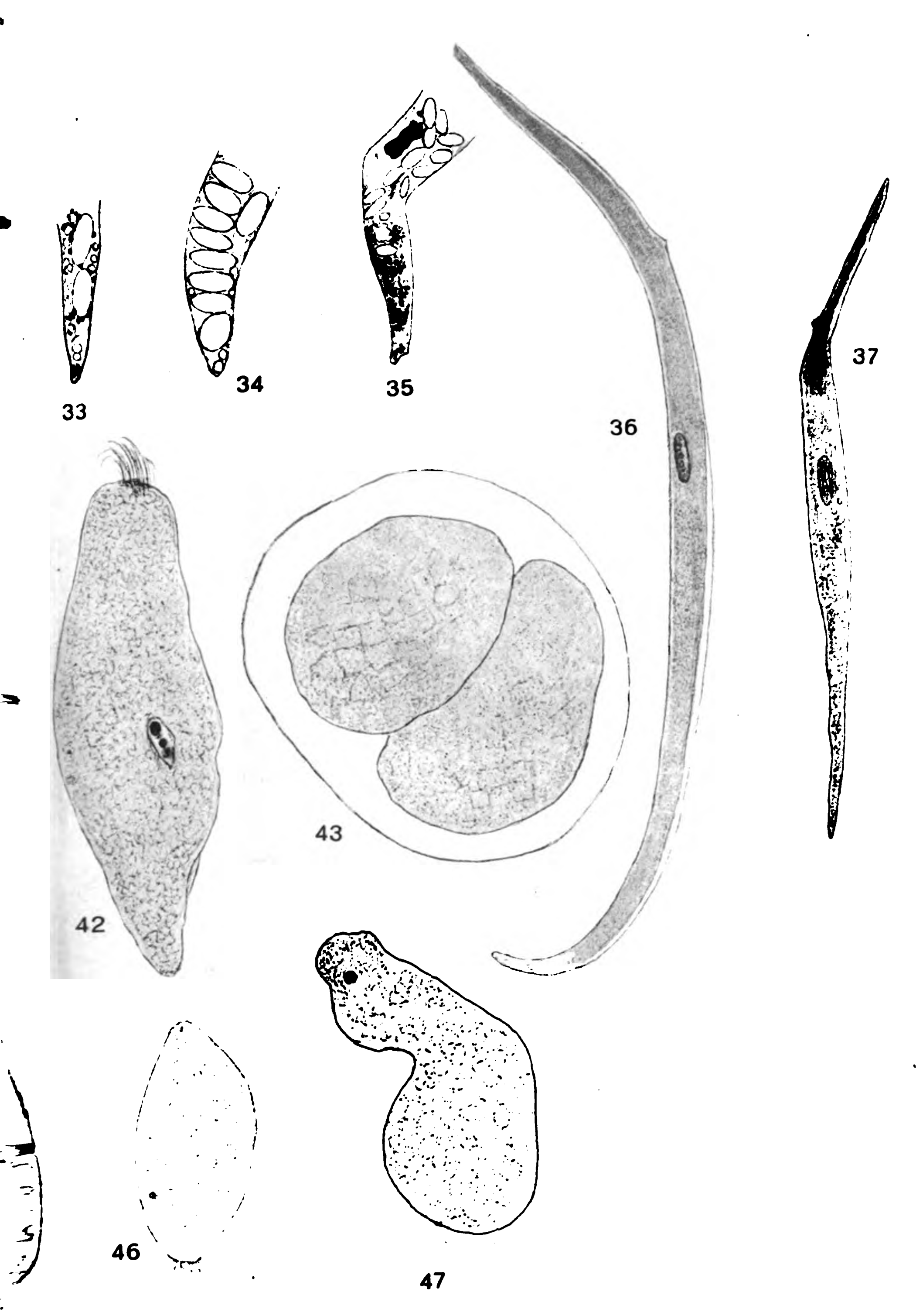
Digitized by Google



H. Berlin gez.

Digitized by Google

Verlag von Gusta

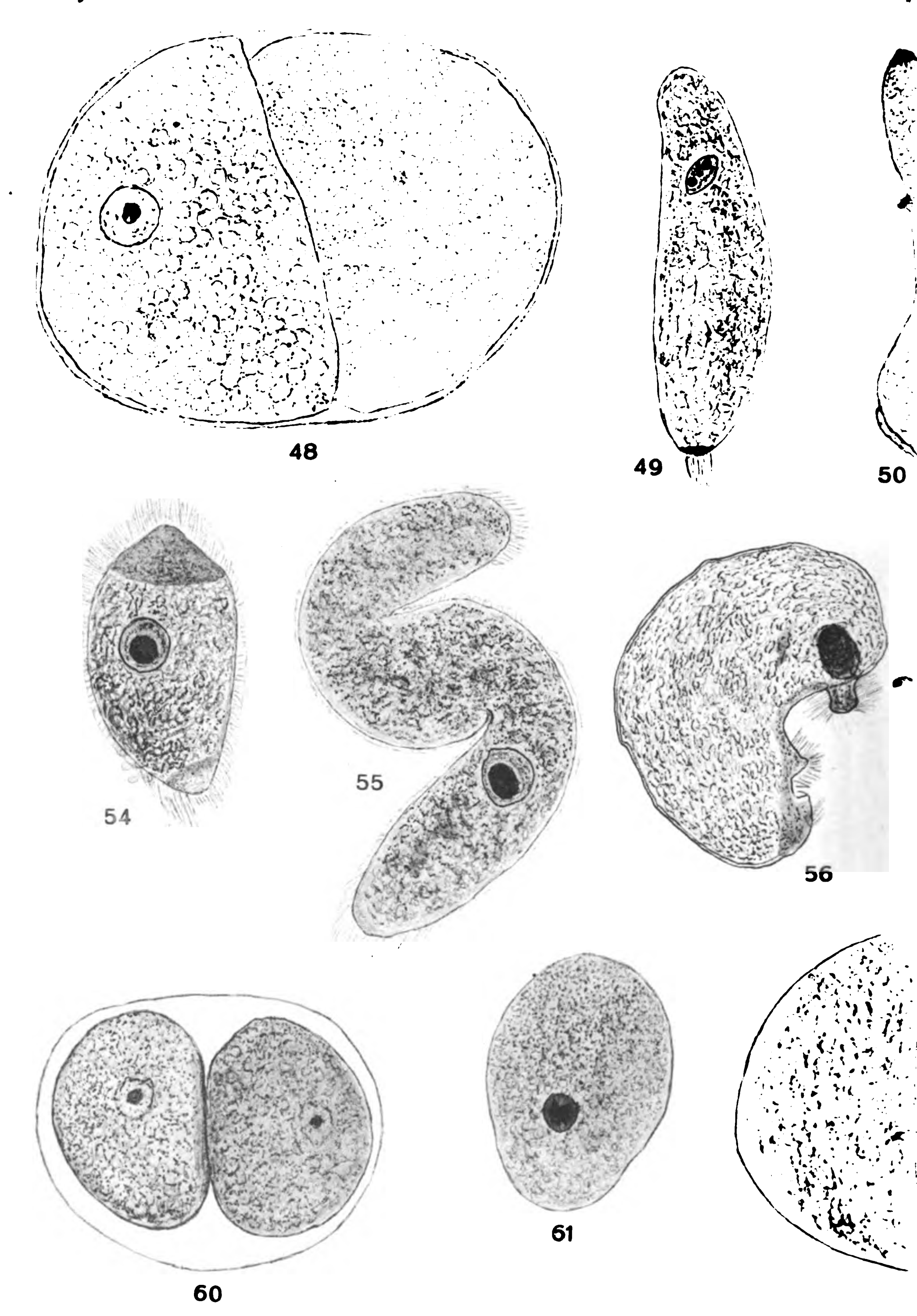


Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

Digitized by Google

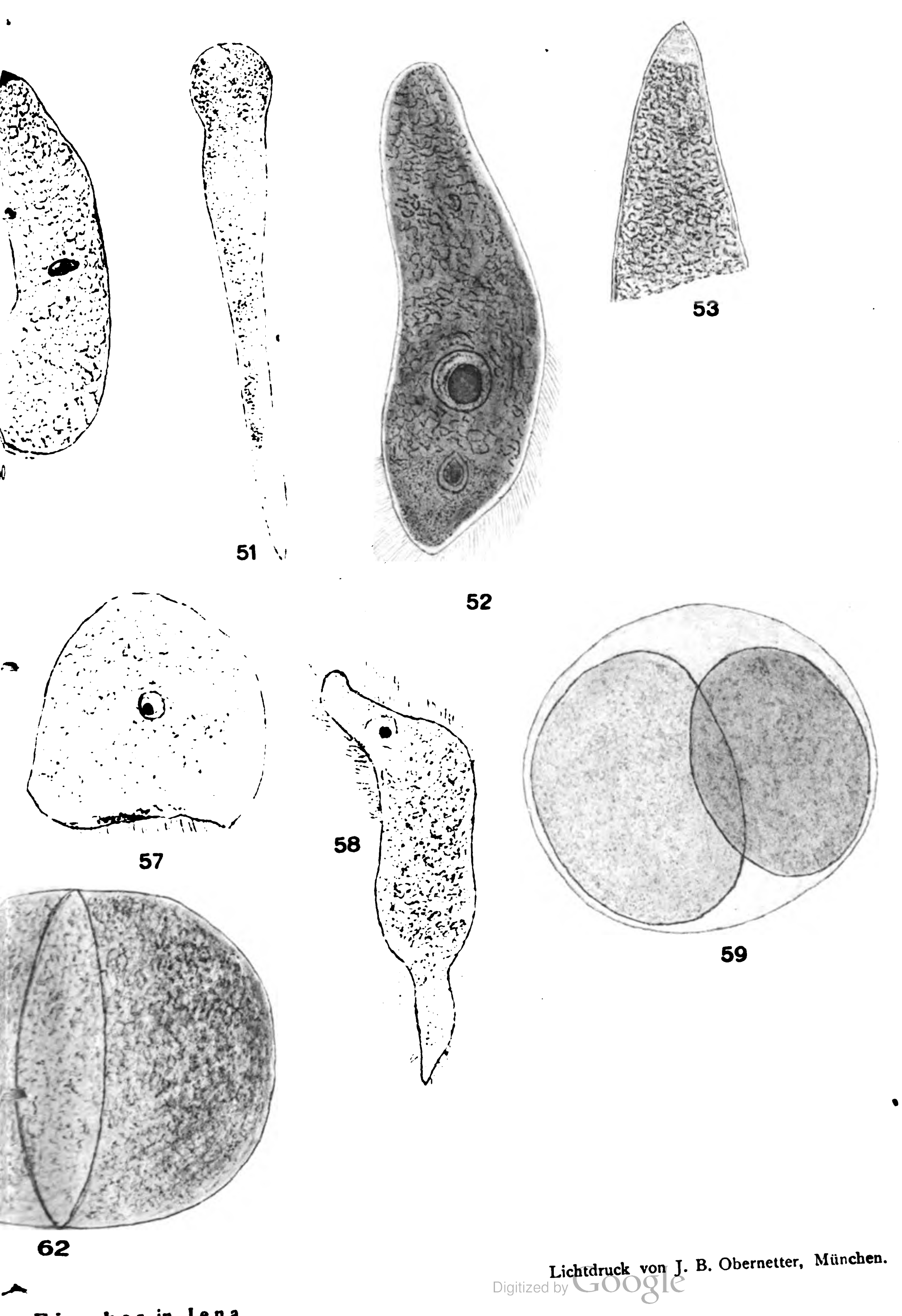
Digitized by Google



H. Berlin gez.

Digitized by Google

Verlag von Gusta



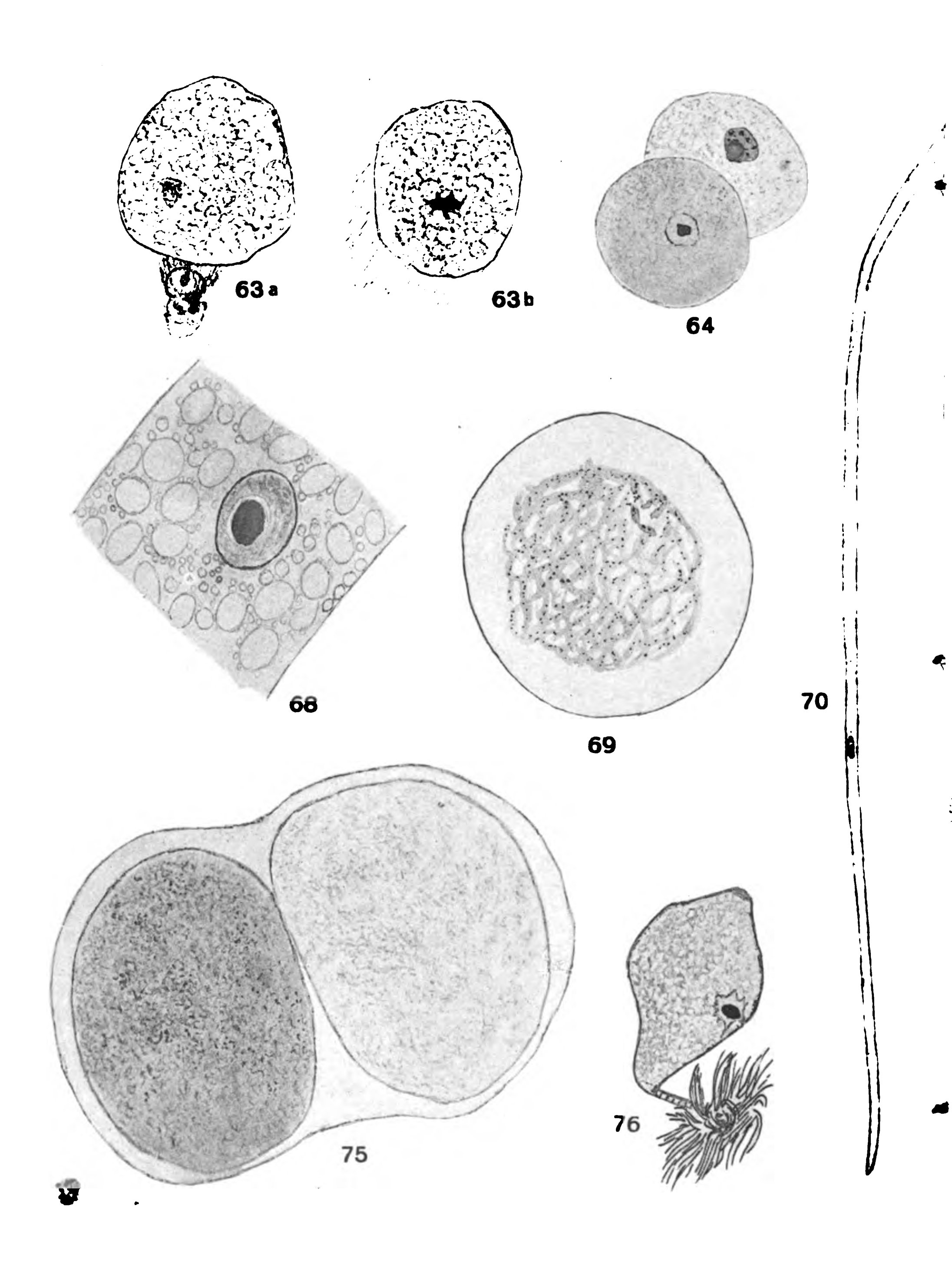
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

- Fischer in Jena.

Digitized by Google

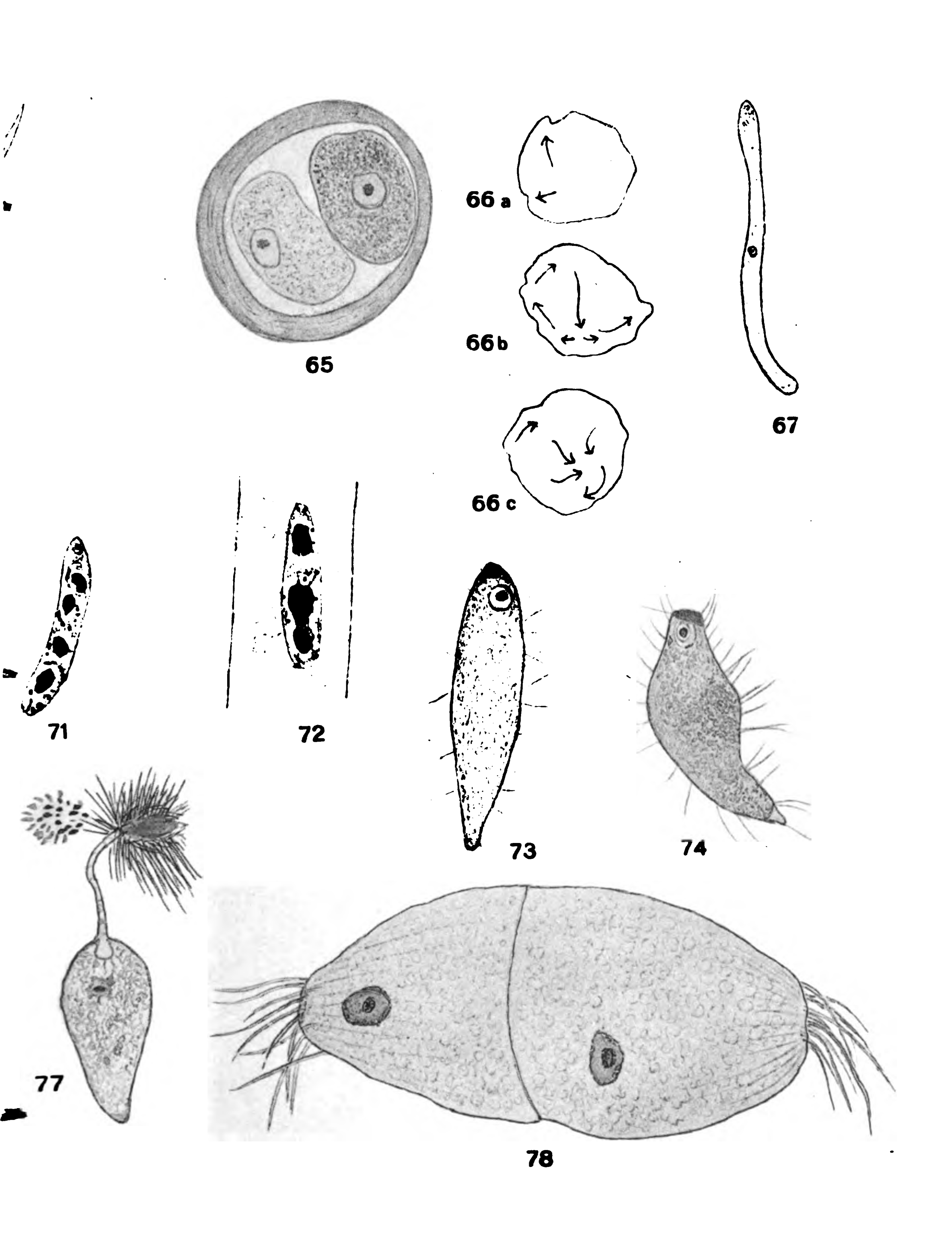
Digitized by Google



H. Berlin gez.

Verlag von Gust

Digitized by Google



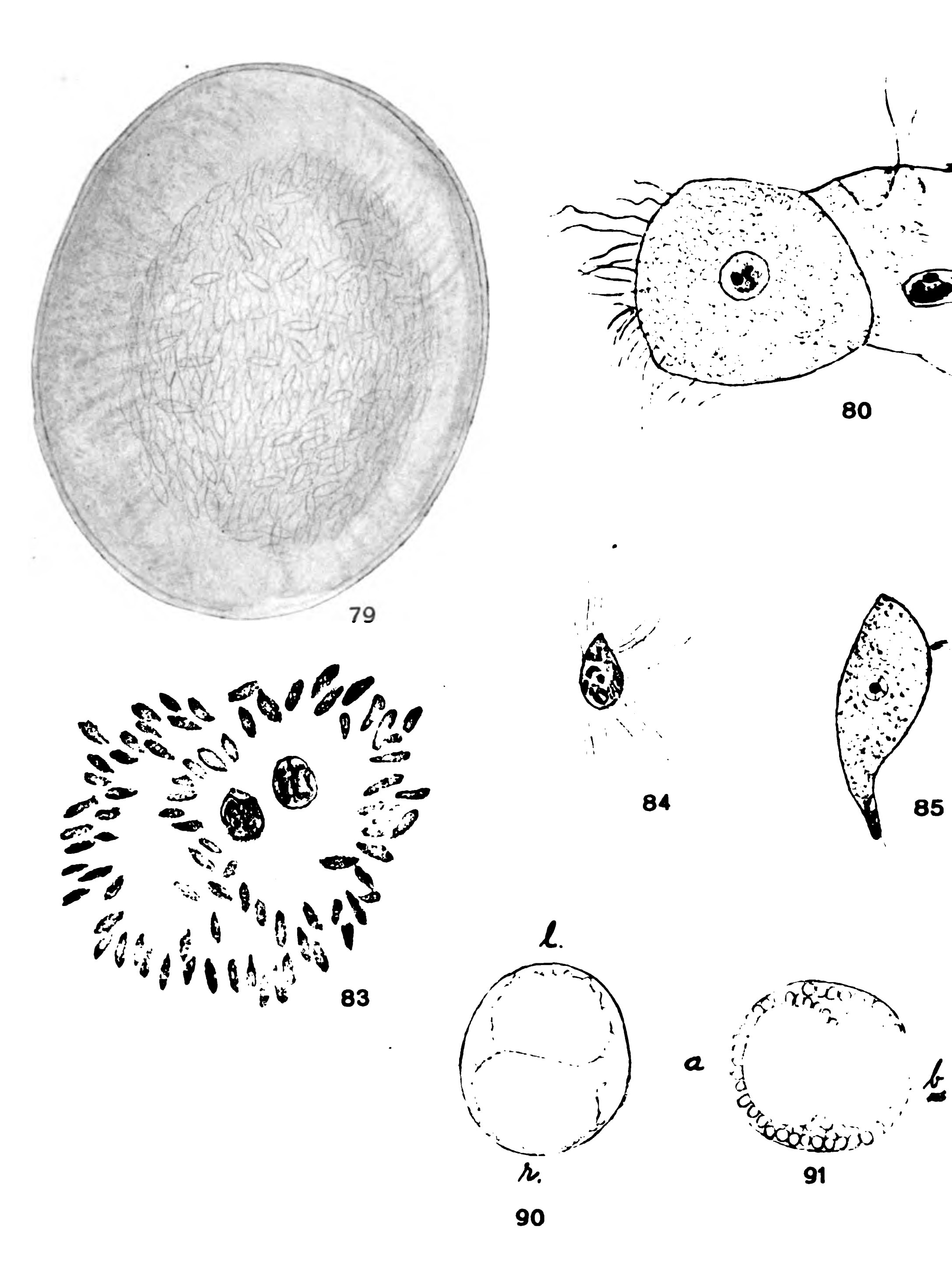
Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

Digitized by Google

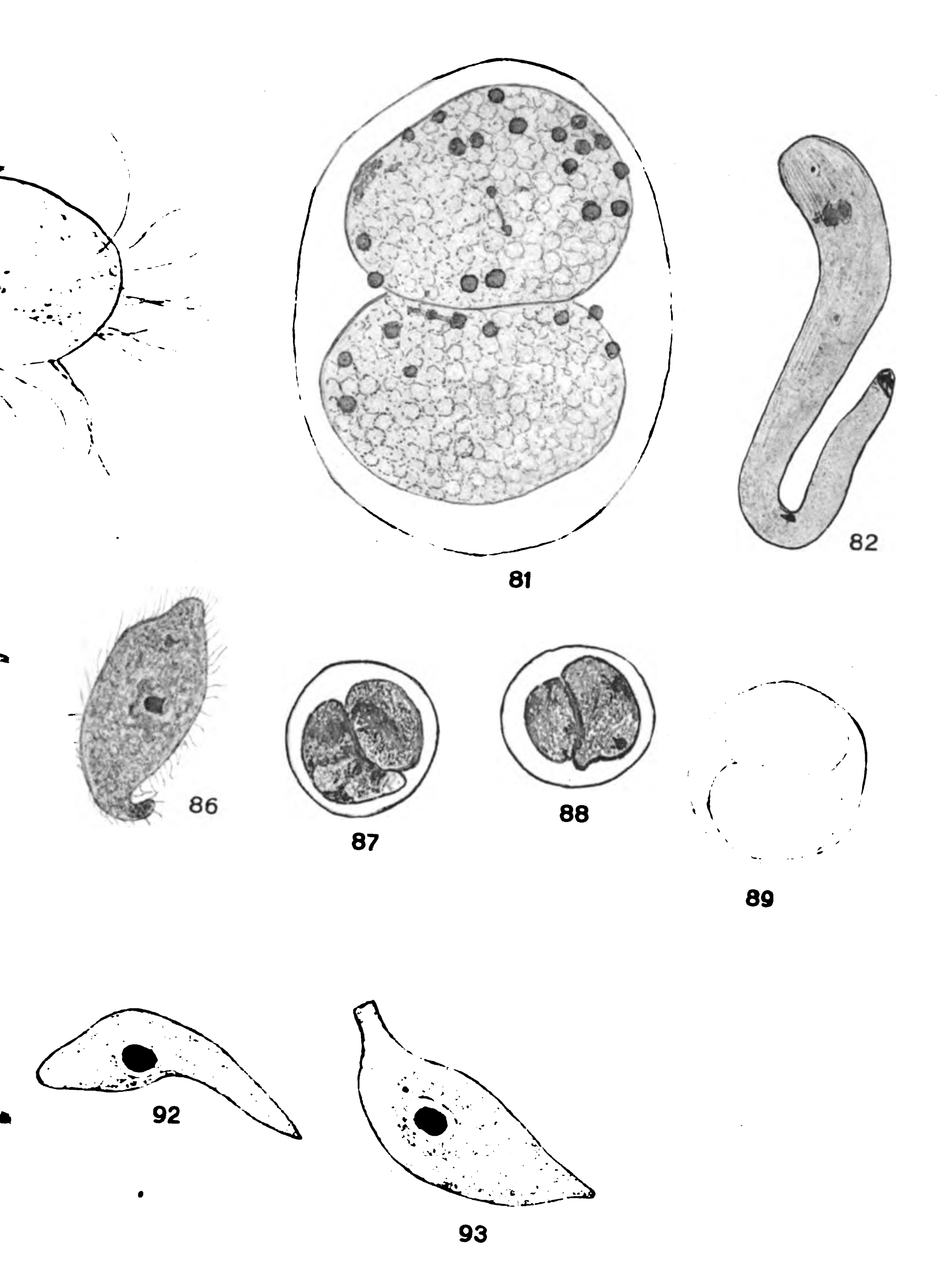
Digitized by Google



H. Berlin gez.

Verlag von Gustav

Digitized by Google



Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

94

95

96

M.

100

W.

101

106

107

W.

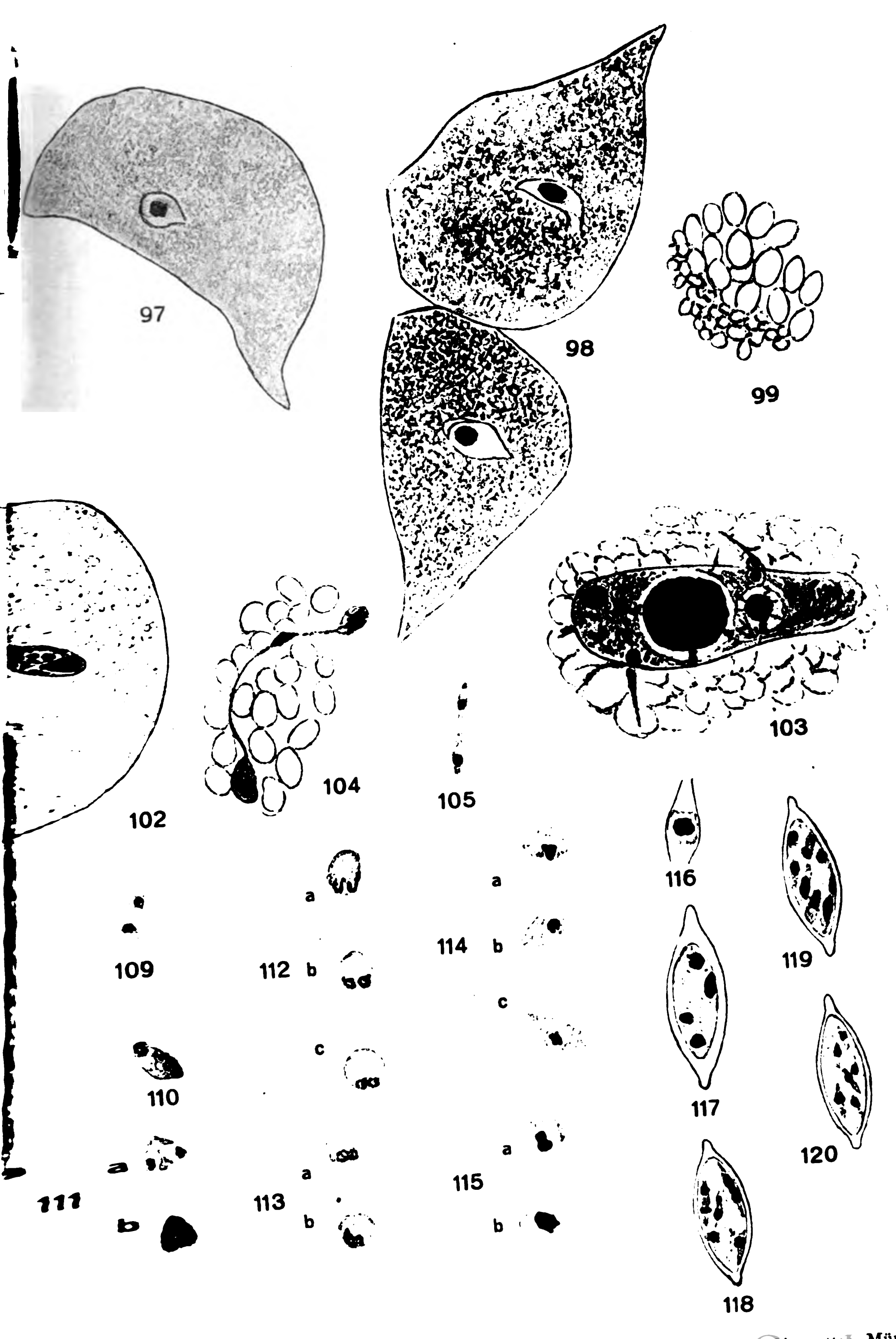
108

M.

H. Berlin gez.

Verlag von Gustav

Digitized by Google



...scher in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google



Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

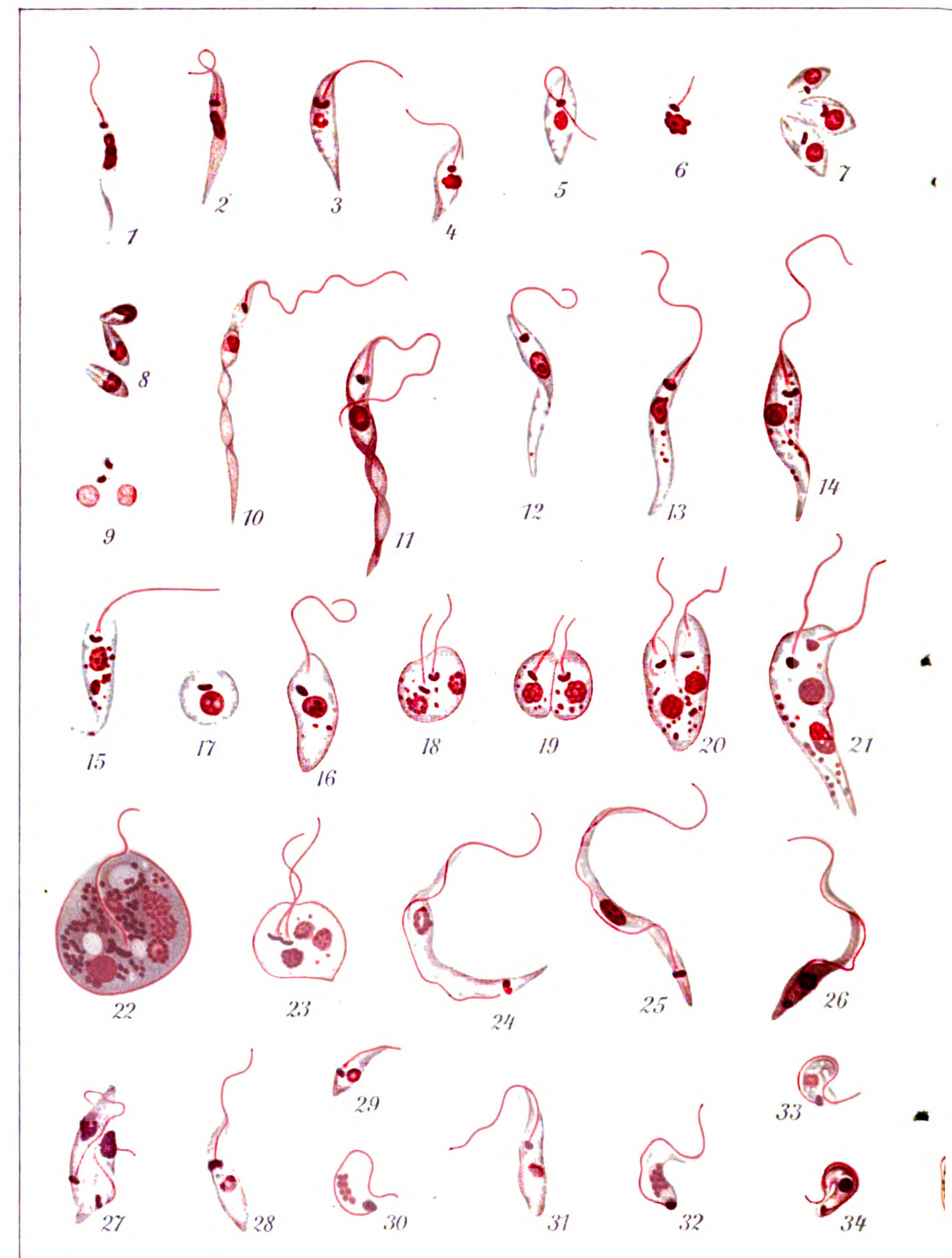
Fig 4a

Fig. 4b.

B. Farkas gez.
Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

Digitized by Google

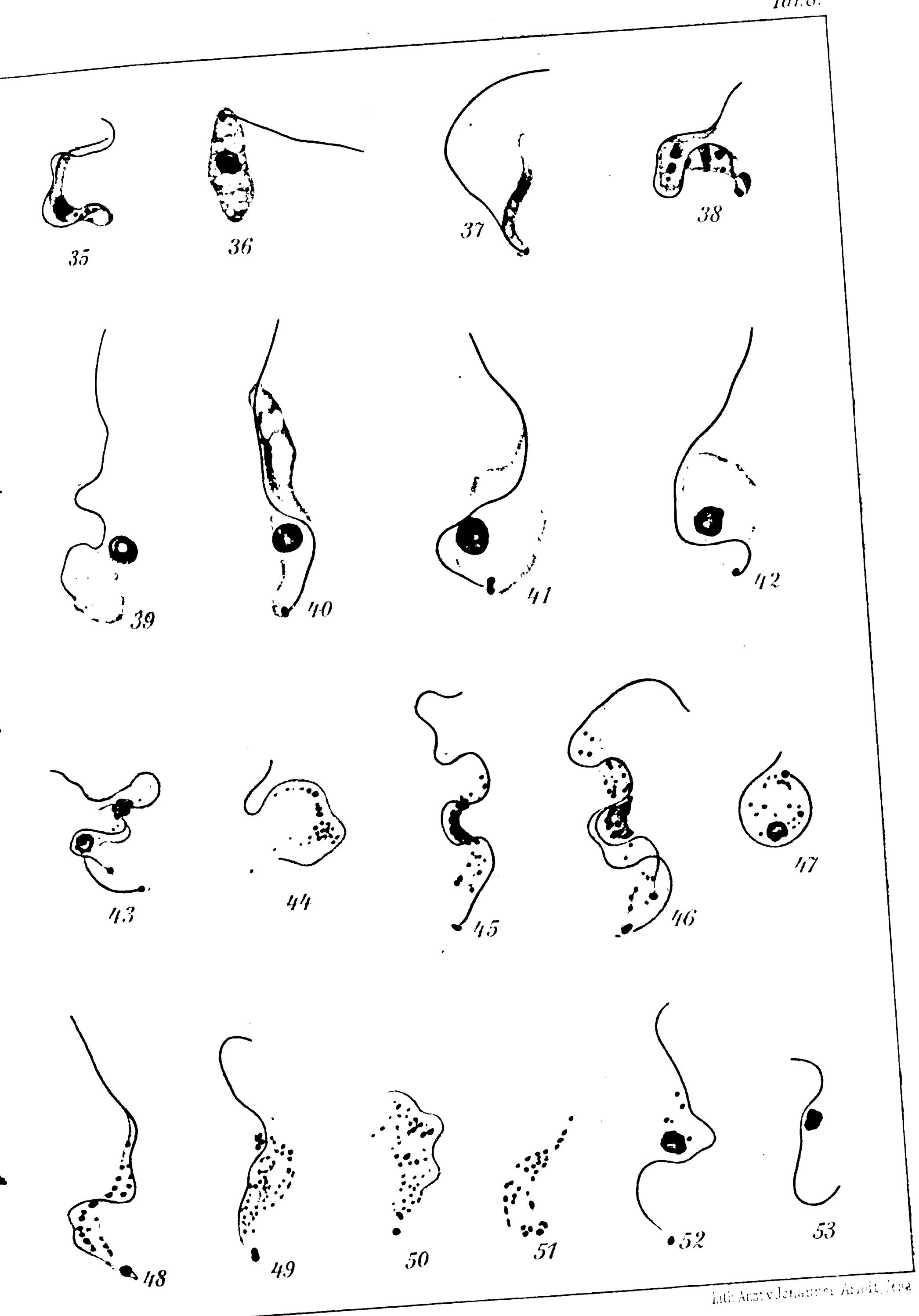
Digitized by Google



H. Sikora gez.

Verlag von Gustav

Digitized by Google



Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Fischer in Jena

Digitized by Google

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Nektarhefe *Anthomyces Reukaufii.*

Von
Friedrich Hautmann (Prag).

(Hierzu Tafel 9 und 17 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

Der Pilz, von dem die vorliegende Arbeit handelt, ist zuerst von Reukauf (8) beschrieben und von J. Grüss (3) in einer ausführlichen Abhandlung (1917) besprochen worden. Er hat ihn *Anthomyces Reukaufii* genannt. Ich schließe mich vollständig der Meinung von Grüss an, daß diesem Pilz der obige Name zugeteilt werde, erstens, weil das der Priorität entspricht und zweitens, weil der Name einwandfrei und bezeichnend ist. Synonym ist die Bezeichnung *Nektaromyces cruciatus*, unter welchem Namen ihn 1921 C. Schoellhorn (9) als novum genus et nova species in die Literatur

Digitized by Google

einführte. Die deutsche Bezeichnung Nektarhefen sollte für alle im Zuckersafte der Blüten anzutreffenden Hefen angewendet werden. Unter ihnen gibt es Formen von der üblichen Hefengestalt und solche, die sich durch ihre kreuzförmigen Sproßbäumchen auszeichnen. Für letztere gilt der Gattungsname *Anthomyces*. Als deutsche Bezeichnung wollen wir Kreuzhefen sagen.

REUKAUF fand den Pilz im Nektar von *Salvia verticillata* und von *Lamium*-Arten. Er war der Ansicht, daß jede Pflanzenart eine besondere Rasse des Pilzes beherberge und zwar infolge der verschiedenen Zusammensetzung des Nektars. V. SCHUSTER und ULEHLA (10) wiesen ihn hierauf in den Nektarien von *Lamium album*, *Lathyrus silvestris*, *Galeobsis tetrahit*, *Cytisus austriacus*, *Anthyllis vulneraria*, *Collutea arborescens*, *Pisum sativum*, *Linaria vulg.*, in einer *Scabiosa* spec. und in *Tilia pubescens* nach. Die Pflanzen, welche auf diesen Pilz hin von SCHUSTER und ULEHLA untersucht werden sollten, wurden für zwei Tage in Wasser in sterile HANSEN'sche Kästen gebracht, um eine gute Vermehrung des Pilzes zu erzielen. Hierauf wurde der Nektar mit einer sterilen, eigens dazu konstruierten Kapillarpipette entnommen. Nach Verdünnung des die Kreuzhefen führenden Zuckersaftes der Blumen mit Würzegelatine wurden PETRI-Schalen gegossen. Von einer Kolonie auf der Würzegelatine wurde in ein FREUDENREICH-Kölbchen abgeimpft und neuerdings in eine PETRI-Schale gegossen.

Für ihre Versuche brachten sie dann den reingezüchteten Pilz in eine Nährlösung von:

Pepton Witte	1,0
KH_2PO_4	0,3
$MgSO_4$	0,5
H_2O	93,5

und versetzten je 95 g dieser Lösung mit je 5 g der Zuckerarten: Saccharose, Dextrose, Lävulose, Maltose, Laktose. Die Jodoformprobe fiel nach 7 Tagen in Dextrose- und Lävuloselösung, sowie in Bierwürze positiv aus.

J. GRÜSS behandelt in seiner Arbeit über den *Anthomyces* hauptsächlich dessen Anpassung an den Blütenbau und Bienenrüssel. Er fand ihn in den Haaren des Bienen- und Hummelrüssels, worin er sich infolge seiner kreuzförmigen Sproßbäumchen leicht verankert, ebenso wie auf den Papillen der Nektarien der Blüten. Gefunden wurde der *Anthomyces* von ihm auch im Vor- und Honigmagen der Bienen. GRÜSS spricht die Ansicht aus, daß der Pilz mit dem Honig sowohl an die Larven verfüttert wird, als auch in die gedeckelten

Digitized by Google

Waben gelangt. In alten Kulturen fand er manche Zellen mycelial ausgewachsen und konnte in diesen Zellen nach einer von ihm nicht weiter mitgeteilten Färbemethode den Zellkern leicht sichtbar machen.

C. SCHOELLHORN untersuchte hauptsächlich die Verbreitung des *Anthomyces Reukaufii.* Er fand, daß der Nektar von Gewächshausblumen infolge mangelnder Insektenbesuche steril sei; ebenso war auch die Blüte von *Narcissus poeticus* steril, da diese Blüten nur von Schwärmern besucht werden, die allein mittels ihres langen Rüssels die tief in der Krone verborgenen Nektarien erreichen können. Der Nektar von Alpenblumem war weniger infiziert als der der Blumen der niedrigeren Regionen. SCHOELLHORN konservierte die Kreuzhefen in einer Lösung von:

Glukose	20,0
Saccharose	15,0
Mannit	1,0
H_2O	60,0
KH_2PO_4	1,0
K_2SO_4	3,0

Diese Flüssigkeit nannte er künstlichen Nektar; in diesem überdauerte der Pilz gut den Winter; nach SCHOELLHORN sollte weiter der Pilz nur Monosaccharide angreifen können.

J. GRÜSS als auch C. SCHOELLHORN gaben an, daß Sporenbildung von ihnen niemals beobachtet worden sei.

Am Schlusse der Einleitung sei noch erwähnt, daß nach PAUL LINDNER (5) der Pilz in Hummeln überwintert.

Bekannt war demnach sein Vokommen in den erwähnten Blüten, sowie die Art seiner Übertragung und Überwinterung; ferner auch durch V. SCHUSTER und ULEHLA, sowie durch J. GRÜSS die Tatsache, daß der Pilz seine kreuzförmige Sprossungsform ändert, wenn man ihn aus dem Nektar der Blumen in Bierwürze überführt.

Unbekannt dagegen war die Mikrochemie der Zelle, die Ursachen der gestaltbildenden Faktoren, seine Ernährungsphysiologie, sowie seine Stoffwechselprodukte. In dieser Richtung Aufklärung zu bringen, war die Aufgabe meiner nachstehenden Untersuchungen.

II. Artbestimmung und Reinzucht.

Die Bestimmung der Zugehörigkeit des Pilzes zur Gattung *Anthomyces* wurde nach den Beschreibungen und Abbildungen der bereits erschienenen Publikationen vorgenommen; dieselbe bot infolge des überaus charakteristischen Aussehens der Kreuzhefen keine Schwierigkeit.

Digitized by Google

Reinzucht.

Die Pflanzen, welche auf den Pilz hin untersucht wurden, wurden mehrere Stunden in Wasser an das geöffnete Fenster gestellt, um eine bessere Ansammlung von Nektar zu erzielen, und zwar so, daß ein Hinzukommen von Insekten ausgeschlossen war; dies wurde dadurch erreicht, daß die betreffenden Pflanzenteile mit Gaze umhüllt wurden. Nur bei *Tilia* wurde eine Glasglocke verwendet, um die offen liegenden Nektarien vor der Verdunstung zu schützen.

Zur Entnahme des Nektars wurden Glaskapillaren benutzt, welche vorher in Reagenzgläsern mittels Heißluft bei 150° steril gemacht wurden. Die Entnahme selbst geschah so, daß bei Blüten mit einem Sporn das Ende desselben mit einer durch Alkohol steril gemachten Schere abgeschnitten wurde; der herausgequetschte Nektar wurde mit der sterilen Kapillare aufgesaugt. Bei Labiaten wurde die Krone aus dem Kelche genommen, der Nektar herausgequetscht und mit einer Kapillare entfernt. Von dem auf diese Weise gewonnenen Nektar wurde dann eine kleine Probe auf die Anwesenheit des Pilzes hin untersucht. Bei Vorhandensein desselben wurde nun nach der Tröpfchenmethode von PAUL LINDNER im hohlen Objektträger nach entsprechender Verdünnung mit steriler ungehopfter Bierwürze eine kreuzförmige Zellkolonie isoliert und unter mikroskopischer Kontrolle zu einer kräftigen Kolonie auswachsen gelassen. Dann wurde mittels einer Platinöse etwas von derselben abgehoben und auf Würzeagar im Proberöhrchen übertragen.

Auf solche Weise wurden nachstehende 10 Stämme isoliert, mit denen die Untersuchungen ausgeführt wurden.

Tabelle 1.

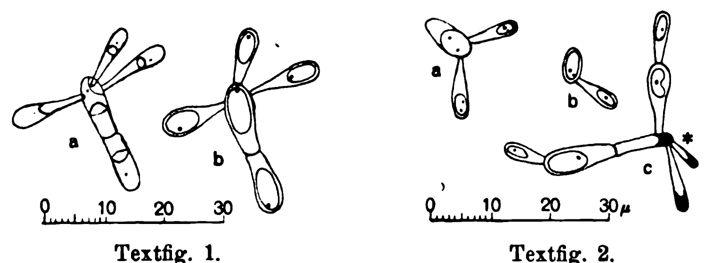
Datum	Bezeichnung des Stammes	Name der Pflanze	Fundort
1922			
29. VI.	G	*Galeobdolon luteum* HUDSON	Wald
31. VII.	La I	*Lamium album* L.	Gebüsch
23. VII.	Li I	*Linaria vulgaris* MILLER	Waldsaum
23. VII.	Li II	*Linaria vulgaris* MILLER	Unter Getreide
25. VII.	Li III	*Linaria vulgaris* MILLER	Schuttplatz
29. VII.	St. I	*Stachys silvestris* L.	Waldsaum
25. VII.	St. II	*Stachys palustris* L.	Nasse Wiese
31. VII.	La II	*Lamium album* L.	Schuttplatz
1. VIII.	D	*Delphinium Consolida* L.	Kleefeld
28. VII.	T	*Tilia platyphyll.* SCOP.	Park

Digitized by Google

III. Die verschiedenen Wuchsformen.

A. Die kreuzförmige Modifikation.

Wenn man den Nektar von Blüten untersucht, so findet man in zahlreichen Fällen neben rundlichen Hefezellen in dem üblichen Sproßverbande auch eigentümlich geformte Gebilde, welche aus einem Komplex von meistens 4—5 Zellen, in Form eines Kreuzes angeordnet, bestehen (Textfig. 1a, b); es ist dies unser *Anthomyces*,



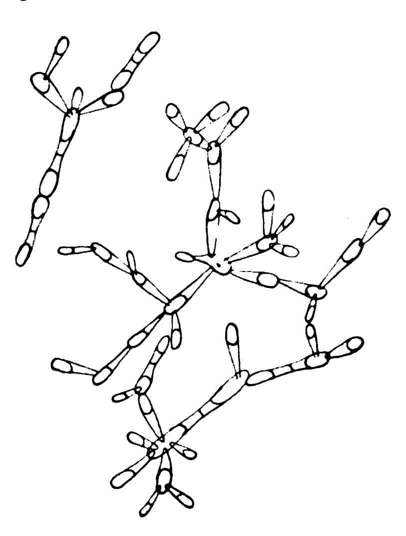
Textfig. 1. Textfig. 2.

Textfig. 1. Kreuzförmige Modifikation, bestehend aus einem Komplex von 5 Zellen. a Protoplasten in kontrahiertem Zustand, b nach Zusatz von Wasser.

Textfig. 2. Verschiedene Zellkomplexe der kreuzförmigen Modifikation. c* tote Protoplasten mit Methylenblau tingiert.

welchem infolge dieser charakteristischen Anordnung der Zellen die deutsche Bezeichnung Kreuzhefe zugeteilt wurde. Außer diesem 4—5zelligen Sproßverbande findet man auch noch Verbände von nur 2 oder 3, oder auch solche von über 5 Zellen (Textfig. 2). Der 4—5zellige Komplex ist derjenige, welcher am häufigsten anzutreffen ist. Nur in einem Falle, und zwar im Nektar von *Stachys silvestris*, konnte ich Sproßverbände beobachten, die die gewöhnlich vorkommenden an Zellenzahl übertrafen (Textfig. 3).

Beobachtet man unter dem Mikroskop einen kreuzförmigen Sproßverband, so bemerkt man, daß die einzelnen Zellen eine länglich keulenförmige Gestalt besitzen, und meist mit ihrem schmalen



Textfig. 3. Große Zellkomplexe aus dem Nektar von *Stachys silvestris* L.

Digitized by Google

Ende aneinanderhaften. Jede dieser Zellen besteht aus einer homogenen Masse, in deren dickerem Ende ein scharf umschriebenes länglich ovales oder eiförmig gestaltetes Gebilde eingelagert ist, das sich als Ganzes durch geringere Lichtbrechung auszeichnet und eine körnige Struktur aufweist; dieses Gebilde muß als das von dem Protoplasten erfüllte Lumen der Zelle angesprochen, alles übrige muß dann als eine hier eigentümlich ausgebildete Zellwand aufgefaßt werden.

Läßt man nämlich Reagentien auf Eiweiß, z. B. Jod und Millons-Reagens auf das oben bezeichnete, das Licht anders brechende Gebilde einwirken, so wird dieses durch Jod gelb, durch Millons-Reagens beim gelinden Erwärmen des Objektträgers rot gefärbt. Diese zwei Reaktionen deuten auf Plasma hin, und zwar erfolgt dies nur an der bezeichneten Stelle. Durch Anilinfarben, z. B. Methylenblau oder Bismarckbraun wird es im lebenden Zustand nicht gefärbt, wohl aber, wenn man vorher die Zellen z. B. mit Alkohol abtötet. Dabei bemerkt man, daß unter dem Einfluß des Alkohols sich das vorher ovale Gebilde zusammenzieht und sich konkav einkrümmt; dasselbe Bild beobachtet man auch im Nektar an abgestorbenen Zellen (Textfig. 2c).

Ferner zeigt die Stelle auch öfter im Nektar der Blumen eine konkave Einbuchtung, die als eine Kontraktion des Protoplasten angesprochen werden muß (Textfig. 1a). Läßt man zu diesen Formen Wasser unter das Deckglas treten, so verschwindet die Einbuchtung in kürzester Zeit, und infolge des Turgors erweitert sich das Lumen der Zelle (Textfig. 1b). Saugt man anstatt reinen Wassers eine Methylenblaulösung zu den Zellen unter das Deckglas, so kann man zweierlei beobachten: bei den meisten Zellen geht die Kontraktion zurück, bei manchen nicht mehr. Im ersten Falle wird der Farbstoff nicht, im zweiten Falle wird er gespeichert (Textfig. 2c). Der Protoplast ist tot.

Die Bedingungen für den Eintritt einer Kontraktion des Protoplasten sind manchmal im Nektar der Pflanzen gegeben, denn in diesem sind die Zellen des Pilzes infolge der hohen Konzentration desselben einem großen osmotischen Druck ausgesetzt. Die Summe der festen Bestandteile des Nektars zu seinen flüssigen wurde von mir fast immer wie 2:3 sich verhaltend gefunden. Die Versuche in dieser Richtung wurden mit einer nach den Vorschriften Emichs (11) modifizierten Salvioni-Mikrowage ausgeführt, derart, daß ein Tröpfchen Nektar in einem Platinschälchen gewogen und dann durch zwei Tage bei Zimmertemperatur über konzentrierter Schwefelsäure ge-

Digitized by Google

trocknet und hierauf der Wasserverlust durch erneutes Wägen bestimmt wurde.

Im Protoplasten befinden sich fast stets 1—2 stark lichtbrechende Körperchen; die Untersuchung derselben ergab, daß sie aus neutralem Fett bestehen; zuerst wurden sie als Fettkörper durch die Reaktionen mit Alkannatinktur und Sudan identifiziert, welche beide rote Färbung ergaben; weiter noch durch die Verseifungsprobe nach MOLISCH, welche zur Ausbildung feiner Kristallnadeln führte (Textfig. 4). Behandlung mit Osmiumsäure ergab keine Schwärzung, daher fehlen hier ungesättigte Fettsäuren. Die Charakterisierung als neutrales Fett erfolgte mittels Nilblau, mit dem eine orangerote Färbung der Fettkörper erzielt wurde.

Textfig. 4. Verseifungsprobe nach MOLISCH. Kristallnadeln um die Fetttröpfchen.

0 10 20µ

Textfig. 4.

Von anderen Inhaltsbestandteilen des Plasmas wurde noch Volutin mit Hilfe der Methylenblauprobe aufgefunden. Es findet sich immer in Form von kleinen Körnchen, welche in der Ein- bis Dreizahl vorhanden sein können. Glykogen konnte nicht nachgewiesen werden.

Vakuolen fehlen stets dieser im Nektar der Blüten vorkommenden Form.

Die Zellmembran dieses Pilzes besteht nicht aus Cellulose, da sowohl Schwefelsäure und Jod, als auch Chlorzinkjod keine Farbenreaktionen gaben. Wohl aber wurde mit Korallin-Soda eine leuchtend rote, mit Kongo eine schwach rote Färbung erzielt.

Betrachtet man den Zellkomplex in chinesischer Tusche, so sieht man deutlich die Zellen von einem hellen Hofe von Schleim umgeben, der an jenem Ende der Zelle am stärksten ist, wo durch die einseitige Lagerung des Zellumens die Membran an dem keuligen Ende dünner erscheint.

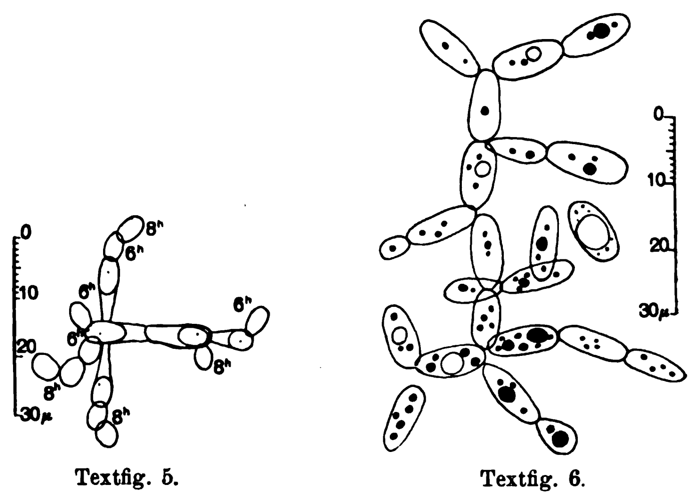
B. Die hefeförmige Modifikation.

Bringt man eine kreuzförmige Zellkolonie des *Anthomyces* aus dem Nektar in ein Wurzetröpfchen am Deckglas in den hohlen Objektträger, so beobachtet man eine Vergrößerung des Zellumens, die durch die Erhöhung des Turgordruckes bedingt ist. Es dauert hierauf nicht lange, bis eine lebhafte Sprossung einsetzt. Hervorzuheben ist, daß diese Sprossung nur an dem Ende der Zelle eintritt, dem der Protoplast näher gelagert ist. Die in diesem Milieu

Digitized by Google

entstehenden Zellen besitzen nicht mehr keulenförmige Gestalt, auch keine kreuzförmige Anordnung der Zellverbände, wie sie der Pilz im Nektar ausbildet, sondern gleichen durchaus hinsichtlich ihrer Gestalt und Anordnung gewöhnlichen Hefepilzen (*Saccharomyces*).

Der Sproßvorgang geht so vor sich, daß eine Zelle zuerst eine kleine Ausstülpung an den dünnsten Wandstellen treibt, die sich dann etwas verlängert und am Ende eine kleine kopfförmige Erweiterung bildet. Diese vergrößert sich rasch nach allen Seiten, so daß auch der anfangs gebildete Stiel verschwindet; zuvor wird die Tochterzelle von der Mutterzelle abgeschnürt. Die neugebildeten Zellen haften aneinander, können aber durch Erschütterung des Objektträgers voneinander getrennt werden. Die Abbildung 5 zeigt den Verlauf einer Sprossung während 4 Stunden. Die Kreuzhefe



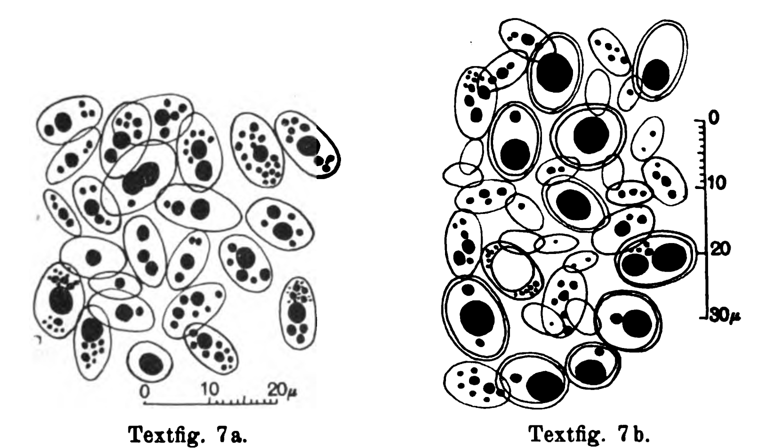
Textfig. 5. Textfig. 6.

Textfig. 5. Aussprossende kreuzförmige Modifikation in Bierwürze.
Textfig. 6. Jüngere Zellen der hefeförmigen Modifikation.

wurde von 4 Uhr nachmittags an in einem hängenden Würzetröpfchen im hohlen Objektträger beobachtet und im Verlauf von zwei zu zwei Stunden die neugebildeten Zellen gezeichnet. Die zu den einzelnen Zellen in der Abbildung gesetzten Ziffern zeigen die zur Beobachtungszeit gebildeten Zellen an. Die jungen Zellen besitzen ein homogenes Plasma, doch bald wird dieses körnig, es treten stark lichtbrechende Körperchen auf und es kommt zur Ausbildung von Vakuolen, meist einer, oder zwei, oder auch einer einzigen großen, welche fast das ganze Lumen der Zelle ausfüllt (Textfig. 6).

Digitized by Google

Die Sprossung schreitet rasch vorwärts, so daß schon nach einem Tage das Würzetröpfchen ganz von den gebildeten Zellen ausgefüllt ist. Die ursprünglich in das Würzetröpfchen eingeimpfte Kreuzhefe verliert dabei nicht ihre Gestalt; sie geht meistens zugrunde oder bildet eine oder mehrere Zellen ihres kreuzförmigen Sproßverbandes zu Dauerzellen um, wenn auch die anderen Zellen dazu schreiten, in den Dauerzustand überzugehen. Das geschieht vornehmlich bei Erschöpfung der Nährstoffe im Würzetröpfchen. Dabei vergrößern sich die Zellen (Textfig. 7 a), bilden im Protoplasma stark lichtbrechende Körperchen aus, die im Fortschreiten dieser Umgestaltung zu mehreren größeren oder nur einem großen Tropfen zusammenfließen, und umgeben sich außen mit Schleim. In vielen Fällen wird eine doppelte Zellwand gebildet, deren äußere Membran dicker ist und ebenfalls außen von Schleim umgeben (Textfig. 7 b). Die in der Entwicklung zurückgebliebenen Zellen gehen dabei zugrunde.



Textfig. 7 a. Textfig. 7 b.

Textfig. 7 a. Beginn der Dauerzellenbildung.
Textfig. 7 b. Dauerzellen mit doppelter Membran.

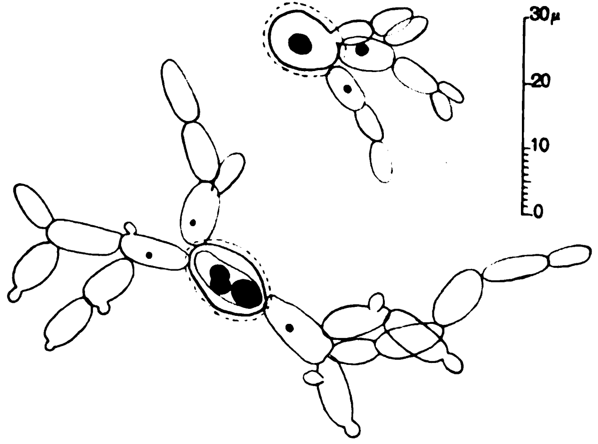
Mit Jod, sowie mit Millons-Reagens wird der ganze Inhalt der Zelle gefärbt. Mit Jod kann man bei dieser Wuchsform des *Anthomyces* Glykogen nachweisen, welches in einzelnen Tropfen durch das ganze Plasma zerstreut ist. Die stark lichtbrechenden Körperchen bestehen auch hier, genau so wie bei der kreuzförmigen Modifikation aus neutralem Fett, welches mit denselben Reagentien erkannt wurde. Auch Volutin wurde nachgewiesen, meist um die Vakuolen herum. Sogenannte Tanzkörperchen, die in den Vakuolen angetroffen werden, gaben Volutinreaktion.

Digitized by Google

Die Zellmembran zeigte bei Jod und Schwefelsäure- oder Chlorzinkjodzusatz nur bei Dauerzellen mit doppelter Membran eine schwache grünlich-blaue Färbung.

IV. Über die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation.

So wie die Dauerzellen mit doppelter Membran oder auch die kräftigen überlebenden Zellen mit einfacher Membran und Schleimhülle des Würzetröpfchens bald wieder in frischer Würze auskeimen (Textfig. 8), so gelingt es auch, in 2—3 Tagen die Rück-



Textfig. 8. Aussprossende Dauerzellen in Bierwürze.

In den Textfig. 1—3, 5—7 b sind die Öltröpfchen schwarz, die Vakuolen nur umrandet. In Textfig. 4 sind die Öltröpfchen nicht schwarz, sondern nur umrandet gezeichnet.

verwandlung der hefeförmigen in die kreuzförmige Modifikation zu erzielen, wenn man Zellen aus der Würze in natürlichen Nektar überimpft.

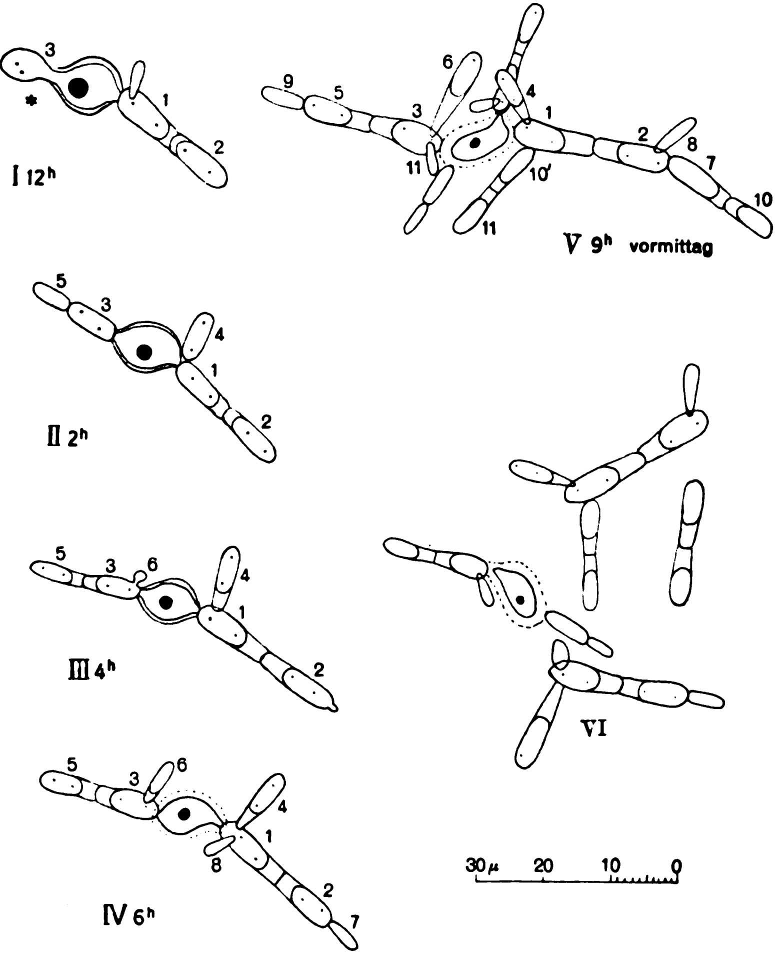
Um die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation aus einer einzelnen Zelle unter dem Mikroskop verfolgen zu können, wurde in einem Nektartröpfchen von *Tropaeolum maius* im hohlen Objektträger eine isolierte Dauerzelle beobachtet.

Die Zeit, die vom Beginn des Versuches bis zum Auskeimen der eingeimpften Zelle verstreicht, ist verschieden; sowohl die Art als auch das Alter der zum Versuch verwendeten Zellen ist ausschlaggebend. Eine Zelle mit doppelter Membran aus einer jüngeren Kultur braucht im Durchschnitt 1—1½ Tage, bis die erste Tochterzelle gebildet wird, eine Zelle mit einfacher Membran kann dagegen

Digitized by Google

nach wenigen Stunden zur Sprossung schreiten. Zellen älterer Kulturen können selbst mehrere Tage noch in einem latenten Zustand verharren.

Bei der Aussprossung bemerkt man, daß zuerst an irgendeiner Stelle die äußere Membran (Textfig. 9/I links mit * bezeichnet) von



Textfig. 9. Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation aus einer Dauerzelle im Nektar von Tropaeolum maius.

einer sackartigen Ausstülpung der inneren Zellwandschicht durchbrochen wird. Die äußere Membran kann dabei auch abgeworfen werden. Die sackartige Ausstülpung wächst zuerst stielartig und bildet analog der Sprossung der kreuzförmigen Modifikation in Würze ein Köpfchen (Textfig. 9/I *), dann wird der Stiel von der

Digitized by Google

Mutterzelle abgeschnürt und es beginnt die Tochterzelle zu wachsen (Textfig. 9/II). Dieselbe ist jedoch selbst bald wieder sproßfähig; es entstehen so zwei aneinanderhängende Zellen (Textfig. 9/II links). Und nun beginnen die Protoplasten die Wandsubstanz abzusondern, welche zu der für die kreuzförmige Modifikation so charakteristischen Polarität der Zelle führt (Textfig. 9/III links). Das Lumen und darin der Protoplast ist dann am keulenförmigen Ende der Zelle gelagert, wo auch die Wandverdickung nicht oder nur sehr spärlich vorhanden ist. Aus diesen dünnen Wandstellen sprossen nun wiederum die Tochterzellen, bei welchen derselbe Vorgang zu beobachten ist (Textfig. 9/III, 9/IV links). Die an der Dauerzelle zuerst entstehenden Zellen zeigen, nachdem sie ihrerseits wieder eine Tochterzelle gebildet haben, eine Doppelkeulenform der Zellen, welche mit ihrem schlanken Ende aneinander haften. Erst die nun sprossenden Zellen vollenden das Bild, welches wir im Nektar der Blüten zu finden gewohnt sind. Es kommt nun vor, daß auch am kreuzförmigen Zellverbande Doppelkeulenzellen gebildet werden (Textfig. 9/V rechts); diese sind dadurch ausgezeichnet, daß sie sich durch selbst schwache Erschütterungen aus dem kreuzförmigen Sproßverband oder von der eingeimpften Dauerzelle lösen lassen (Textfig. 9/VI), während dasselbe bei den einfach keulenförmigen der Kreuzhefe nur sehr schwer, z. B. durch andauerndes Schütteln im Reagenzglas mit Wasser, zu erreichen ist; deshalb findet man einfach keulenförmige Zellen nie im Nektar.

Das Protoplasma der jungen Zellen ist anfangs homogen, bald treten jedoch Fetttröpfchen auf, welche in der Ein- oder Zweizahl vorhanden sind. Vakuolen jedoch fehlen, wie schon erwähnt wurde. Die ursprünglich eingeimpfte Dauerzelle wird bei jeder neuen Sprossung kleiner, das Ölkörperchen verschwindet allmählich. Die äußere Membran verschleimt, wie das in den Zeichnungen (9/IV—VI) durch eine punktierte Linie angedeutet ist.

Es war nun interessant zu erfahren, ob auch anderen Hefen die Eigenschaft zukomme, in den Nektarien der Blüten eine so charakteristische Kreuzform auszubilden. Deshalb wurden folgende Hefestämme (Tab. 2) des Institutes und noch 34 andere, welche teils aus der Luft, teils aus dem Boden isoliert waren, in den nektarführenden Sporn von *Tropaeolum maius* mit Hilfe eines sehr dünnen Platindrahtes übertragen.

Aber bei keinem dieser Hefestämme wurde ein derartiges Vermögen vorgefunden, obwohl bei manchen von ihnen eine gute Vermehrung zu verzeichnen war.

Digitized by Google

Tabelle 2.

Himbeerhefe (Inst. f. Gärungsgew. Berlin)	+
Berncastler Doctor	— —
Sacch. marxianus	++
Sacch. anamensis	+
Preßhefe	+
Bierhefe	+
Eine hochvergärende Hefe	++
Rosahefe	+

— keine Vermehrung. + schwache Vermehrung. ++ gute Vermehrung.

Da auch keiner der aus dem Boden oder der Luft isolierten Stämme das Vermögen zeigte, eine so charakteristische Sproßform im Nektar von *Tropaeolum* auszubilden, muß angenommen werden, daß Kreuzhefen in der Luft oder im Boden nur selten vorkommen

V. Die Ursachen der Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation.

Auffallend ist bei den Kulturversuchen der gestaltändernde Einfluß des Nährmediums, eine Erscheinung, die bereits aufgefallen war. Seit Grüss (3) ist bekannt, daß der *Anthomyces* in einer konzentrierten Rohrzuckerlösung, seit Schoellhorn (4), daß er in seinem in der Einleitung erwähnten künstlichen Nektar wiederum die kreuzförmige Gestalt ausbildet.

Bekannt ist ferner durch Grüss (3) die Tatsache, daß in einer mit 1 Proz. Pepton versetzten konzentrierten Rohrzuckerlösung nicht mehr die kreuzförmige Modifikation mit schlanken Zellen wie im Nektar sich ausbildet, sondern daß die Zellen mit breiter Basis aneinanderhaften und eine gedrungene Gestalt besitzen.

Die auffallenden Tatsachen, daß der Pilz, sobald man ihn in Würze bringt, seine charakteristische kreuzförmige Aussprossung verliert und sich dann kaum von Hefen der Gattung *Saccharomyces* unterscheidet, und daß er nach Übertragung aus Würze in die Nektarien der Blüten oder eine konzentrierte Zuckerlösung wieder den kreuzförmigen Sproßverband ausbildet, mußten zur Annahme führen, daß hauptsächlich die osmotische Konzentration der Lösung die Ursache der Änderung der Zellgestalt und Sproßform sei.

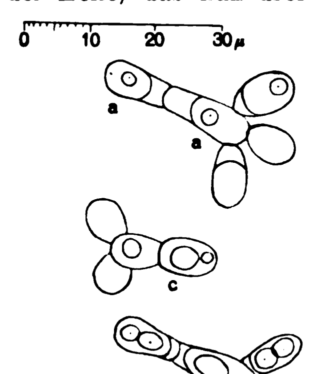
Wiederholen wir kurz die Charakteristika der kreuzförmigen Modifikation. Sie zeichnet sich vor allem aus durch die Form der Zellen; diese sind schlank und keulenförmig und infolge der polaren Verdickung der Zellwand befindet sich das Zellumen am breiteren Ende. Es nimmt etwa ein Drittel bis einhalb des gesamten Zellvolumens ein. Vakuolen fehlen, und es sind fast immer 1—2 Fetttröpfchen im Protoplasma eingelagert.

Digitized by Google

Die Form der Zellen aber, welche man in konzentrierten Rohrzuckerlösungen mit reichlichem Peptongehalt beobachtet und die ich als

Peptonmodifikation

bezeichnen will, steht offenbar in der Mitte zwischen der kreuzförmigen und der hefenförmigen Modifikation. Denn der Sproßverband besteht einerseits wie im Nektar aus meistens vier oder fünf Zellen, jedoch kommen auch solche mit zwei oder drei Zellen vor; ebenso besitzt die Peptonmodifikation noch die von GRÜSS als kronenförmig bezeichnete Sprossung der Kreuzhefe. Jedoch weisen die hier gedrungenen und breiten Zellen nicht mehr die mächtige polare Wandverdickung auf; dadurch vergrößert sich das Lumen der Zelle, das nun drei Viertel des Zellvolumens ausmachen kann, ja schließlich ist bei sehr hohem (1 proz.) Peptongehalt die Verdickung der Zellwand ganz verschwunden, und nur mehr die kronenförmige Aussprossung erinnert an die kreuzförmige Modifikation (Textfig. 10 a, b, c). Andererseits fehlt das sonst so häufige Fetttröpfchen, es treten Vakuolen auf, in denen sich meist ein Tanzkörperchen befindet, das aus Volutin besteht.



Textfig. 10.

Textfig. 10. Peptonmodifikation; in den meisten Vakuolen Tanzkörperchen.

Offenbar verhindert das Pepton oder allgemein eine gute Stickstoffnahrung die Ausbildung der typischen kreuzförmigen Modifikation, wie sie für den Nektar so charakteristisch ist. Es war daher von Interesse, zu erfahren, bei welcher Peptonmenge diese Wirkung auftritt.

Die Versuche führte ich mit je 5 ccm einer Lösung aus, welche folgende Zusammensetzung hatte:

$Mg\ SO_4$	0,2	Proz.
KH_2PO_4	0,3	„
H_2O	59,0	„
Saccharose purissim. „KAHLBAUM“	40,0	„

Die Saccharosekonzentration wurde deshalb so gewählt, weil die Lösung dann der natürlichen Konzentration des Nektars entspricht, wie ich mich nach der schon beschriebenen Methode Hilfe der Mikrowage überzeugen konnte. Die Peptonmengen wurden entsprechend der Tabelle gewählt.

Digitized by Google

Tabelle 3.

Peptonkonzentrationen in Proz.		1,0	0,5	0,10	0,01	0,001	0,0001	0,000001	0
I.	5 ccm Nährlösung	P +++	P +++	P +++	P ++	K ++	K +	K +	K —
II.	5 ccm Nährlösung ohne $MgSO_4$	P +	P +	P +	P +	K +	K —	K —	K —
III.	5 ccm Nährlösung ohne KH_2PO_4	P +	P +	P +	P +	K +	K —	K —	K —
IV.	5 ccm Saccharoselösung ohne Nährsalze	P —	P —	P —	P —	K —	K —	K —	K —

P = Peptonmodifikation.
K = kreuzförmige Modifikation.
Vermehrung: — nicht, + schwach, ++ gut, +++ sehr gut

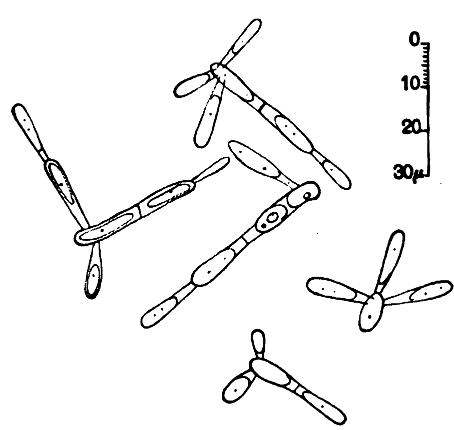
Die Tabelle, welche die Ergebnisse der Versuche enthält, zeigt, daß die kreuzförmige Modifikation von einer Peptonkonzentration von 0,001 Proz. an auftritt. Unterhalb dieser Konzentration ist die Vermehrung sehr schwach und kommt überhaupt zum Stillstand, wenn man Pepton fortläßt. Oberhalb 0,001 Proz. Pepton wird die Peptonmodifikation ausgebildet und zwar finden sich bei 0,01 Proz. Pepton Formen, deren Zellumen nur die Hälfte des Zellvolumens, bei 0,1 Proz. sind drei Viertel der Zelle von Plasma erfüllt, und bei noch höherer Konzentration des Peptons erinnert nur noch die kronenförmige Sprossung an die kreuzförmige Modifikation (Textfig. 10).

Die Versuche wurden auch so abgeändert, daß in dem einen Falle $MgSO_4$, im anderen Falle KH_2PO_4 und schließlich beide Nährsalze überhaupt fortgelassen wurden, um einen eventuellen Einfluß derselben auf die Ausbildung der Sprossungsform erkennen zu können. Dabei ergab sich, daß die Nährsalze keinen Einfluß auf die Ausbildung der typischen Modifikationen hatten. Das Resultat in bezug auf Peptonkonzentration blieb dasselbe; das Wachstum war beim Fortlassen von Magnesiumsulfat oder Monokaliumphosphat schwach und kam ganz zum Stillstand beim Fehlen derselben.

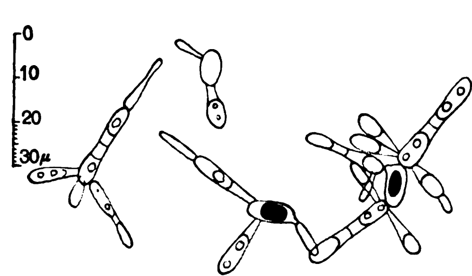
Führt man die Versuche in alkalischer Lösung durch, indem man statt Monokaliumphosphat 1 Proz. Dikaliumphosphat für obige Nährlösung nimmt, so ergibt sich dasselbe Resultat; die Zellen waren jedoch sehr langgestreckt und auch der Protoplast nahm einen größeren Raum ein (Textfig. 11).

Digitized by Google

Die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation ist also bedingt durch eine geringe Stickstoffkonzentration, die für Pepton 0,001 Proz. beträgt. Unabhängig ist dieselbe von den Nährsalzen und der Reaktion der Nährlösung.



Textfig. 11. Kreuzförmige Modifikation in alkalischer konzentrierter Saccharoselösung.



Textfig. 12. Kreuzförmige Modifikation in konzentrierter Saccharoselösung mit Nitrat als Stickstoffquelle.

Auch der Einfluß anderer Stickstoffverbindungen wurde in den Bereich meiner Versuche gezogen. Dabei ergab sich, daß bei Asparagin und Ammoniumsulfat oder -chlorid, ebenso in hoher Konzentration die Peptonmodifikation ausgebildet wird; in geringen Mengen erzeugen auch sie die Nektarform. Es ist jedoch zu bemerken, daß durch Ammoniumsalze, ebenso auch durch Kaliumnitrat, Vakuolen selbst in der typischen kreuzförmigen Modifikation hervorgerufen werden (Textfig. 12).

Nachdem nun einmal die günstigste Konzentration für Pepton bekannt war, war es das nächstliegende, den Einfluß der Zuckerkonzentration festzustellen und zugleich auch zu beobachten, ob bei geänderter Zuckerkonzentration auch der Peptongehalt seinen Einfluß beibehalte.

Tabelle 4.

Proz. Pepton		0,001	0,01	0,1	
Proz. Saccharose purissimum Kahlbaum	1	H	H	H	H = hefeförmige Modifikation
	10	H und K	H	H	
	15	K und H	H	H	K = kreuzförmige Modifikation
	20	K	P	P	
	25	K	P	P	P = Peptonmodif.
	30	K	P	P	

Digitized by Google

Die Nährlösung wurde nach folgendem Rezept hergestellt:

$MgSO_4$	0,2 Proz.	
KH_2PO_4	0,3 „	
Saccharose puriss. KAHLBAUM in Konzentration	1, 10, 15, 20, 25, 30 Proz. und	
Pepton WITTE „ „	0,001, 0,01, 0,1 „	

Das Ergebnis der Versuche (Tab. 4) zeigte, daß die unterste Grenze für die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation bei 20 Proz. Saccharose und 0,001 Proz. Pepton liegt. Doch kommen auch bei 10 u. 15 Proz. Saccharose u. 0,001 Proz. Pepton noch vereinzelt Kreuzhefen vor und zwar bei 15 Proz. mehr als bei 10 Proz. Saccharose. Unterhalb 10 Proz. Zucker unterscheiden sich dann die Zellformen in nichts mehr von den in Würze vorkommenden, somit auch nicht von anderen Hefezellen. Es findet somit bei 0,001 Proz. Pepton ein allmählicher Übergang aus der kreuzförmigen zur hefeförmigen Modifikation statt, bedingt durch die allmähliche Verdünnung der Zuckerlösung.

Um nun sicherzugehen, daß tatsächlich die osmotische Konzentration ein Hauptfaktor für die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation sei, wurde versucht, die hefeförmige Modifikation durch Kultur in mit 40proz. Saccharoselösung isotonischen anorganischen Salzlösungen zur Ausbildung des kreuzförmigen Sproßverbandes zu bringen.

Die Versuche wurden mit isotonischen Lösungen von K_2SO_4, NaCl, KNO_3 und K_2HPO_4 durchgeführt.

40 Proz. Saccharose sind isotonisch	mit	10,20	Proz.	K_2SO_4
oder	„	4,50	„	NaCl
„	„	7,80	„	KNO_3
„	„	10,20	„	K_2HPO_4

Als Nährstoffe wurden folgende Bestandteile hinzugegeben:

$MgSO_4$	0,2	Proz.
KH_2PO_4	0,3	„
Saccharose	0,5	„
Pepton	0,001	„

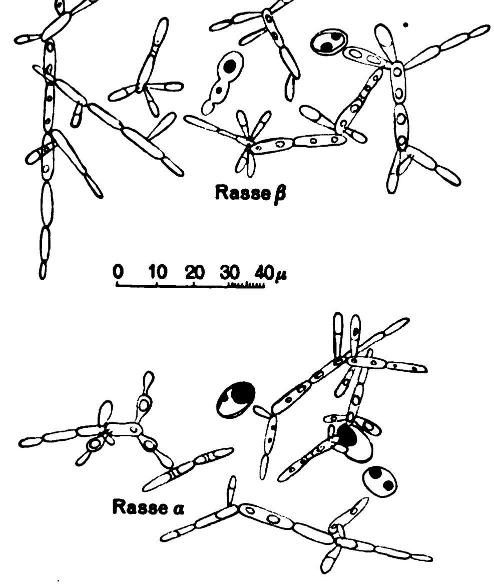
Eine geringe Zuckermenge (0,5 Proz.) mußte als Kohlehydratquelle genommen werden.

Bei der Durchführung der Versuche ergab sich zuerst, daß die eingeimpften Stämme, wohl infolge der geringen Viskosität der Lösungen zu Boden sanken und abstarben. Brachte ich jedoch einen Filterpapierstreifen zu den Lösungen ins Reagenzglas und impfte ich die Stämme knapp über dem Flüssigkeitsspiegel auf dasselbe, so konnte ich nach 1—2 Tagen die ausgebildeten Kreuzhefen nach-

Digitized by Google

weisen (Textfig. 13). Es können jedoch Vakuolen auftreten, welche ja den Zellen im Nektar fehlen; es ist dies dem Einfluß der betreffenden Salzlösungen zuzuschreiben; denn Vakuolen treten auch auf, wenn man den Stämmen Ammonsalz oder Nitrat als Stickstoffquelle reicht. Kaliumsulfat dagegen erzeugt keine Vakuolen.

Die Beobachtung, daß eine Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation unterbleibt, wenn die Zellen zu Boden sinken, muß dem Einfluß des Sauerstoffes zugeschrieben werden. Denn bringt man den *Anthomyces* in seinem kreuzförmigen Sproßverbande mit konzentrierter Saccharoselösung in den Ausschliff eines hohlen Objektträgers und schiebt unter Vermeidung von Luftblasen ein mit Vaselin an den Rändern eingefettetes Deckglas darüber, so kann man beobachten, daß die Zellen absterben oder in den Dauerzustand übergehen.



Textfig. 13. Kreuzförmige Modifikation in einer Ammoniumsulfatlösung, die isotonisch 40 Proz. Saccharose ist.

Und tatsächlich findet man im Bodenbelag einer Kultur in konzentrierter Rohrzuckerlösung nur tote Kreuzhefen neben Dauerzellen. Diese Beobachtungen stehen auch in Übereinstimmung mit dem Ergebnis, daß in einer Agarschüttelkultur nur unmittelbar unter der erstarrten Agaroberfläche sich Kolonien ausbilden, wie auf S. 238 näher beschrieben ist.

Bringt man den *Anthomyces* in eine 40 proz. Maltose-, Lävulose- oder Dextroselösung, so wird gleichfalls die kreuzförmige Modifikation ausgebildet. Bei Laktose jedoch, die nur zu 17 Proz. bei 10° löslich ist, müssen, um die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation zu ermöglichen, die fehlenden 23 Proz. Laktose noch durch eine isotonische Salzlösung ersetzt werden um Kreuzformen zu erzielen. 23 Proz. Laktose entsprechen 5,1 Proz. K_2SO_4. Somit ein weiterer Beweis für die ausschlaggebende Wirkung der Konzentration!

Nicht nur in Flüssigkeiten, sondern auch auf festen Nährböden

Digitized by Google

von hohem Zuckergehalt wird der kreuzförmige Sproßverband ausgebildet. Zu diesem Zwecke wurden die Stämme auf Agar in Petri-Schalen übertragen. Der Agar (2 Proz.) hatte folgende Zusammensetzung:

KH_2PO_4	0,3	Proz.
$MgSO_4$	0,2	„
H_2O	57,5	„
Pepton	0,001	„
Saccharose	40,0	„

Die Kolonien enthalten neben einzelnen Zellen in der Hauptsache den charakteristischen kreuzförmigen Sproßverband.

Die günstigste Temperatur für die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation ist zwischen 10° und 20° C. Bei 30° im Brutschrank während 48^h gehalten, waren die Zellen sämtlich abgestorben.

Die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation ist also an geringe Stickstoffkonzentrationen gebunden, die für Pepton bei 0,001 Proz. als Optimum liegt, sowie an eine Konzentration, welche mindestens 20 Proz. Saccharose entspricht. Als weitere Bedingung wurde der Einfluß des Sauerstoffs erkannt, ohne den der *Anthomyces* nicht gedeihen kann.

VI. Die zwei verschiedenen Rassen der *Anthomyces*.

Bei der Kultur der reingezüchteten Stämme auf Würzeagar bemerkte ich, daß sie sich durch ihre Wuchsformen unterscheiden und zwar findet man zwei Typen; der eine Typ besitzt eine glatte, der andere eine gekräuselte Oberfläche der Kolonie.

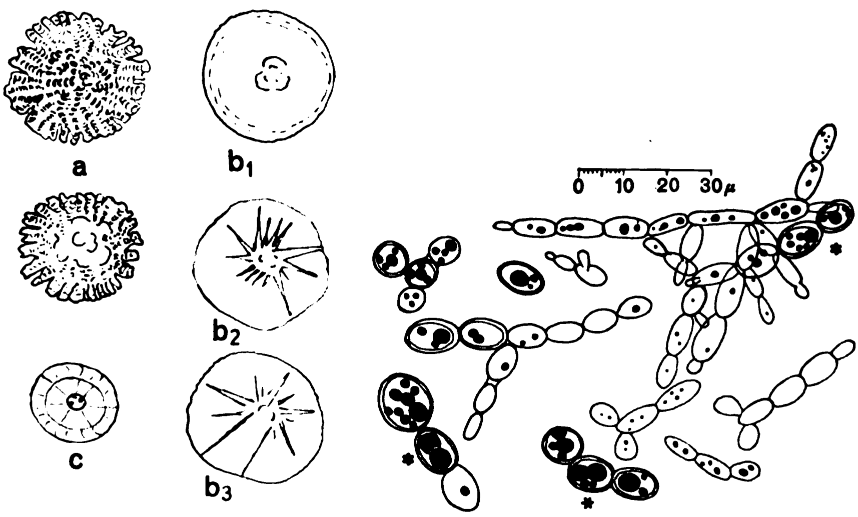
Um die Ausbildung der Wuchsformen dieser zwei Typen besser beobachten zu können, wurden auf Würzeagar in Petri-Schalen Riesenkolonien angelegt: Mit einer Platinöse wurde eine Spur der zu beobachtenden Stämme auf den Würzeagar gebracht und bei Zimmertemperatur zu einer kräftigen Kolonie heranwachsen gelassen.

Wir wollen die Stämme mit glatter Oberfläche als Rasse α, jene aber mit gekräuselter als Rasse β unterscheiden. Die beiden beiliegenden Photographien zeigen deutlich den Unterschied in der Oberflächengestaltung beider Riesenkolonien (Tafel u. Textfig. 14 a, b). Die Farbe der Kolonien ist gelblichweiß; die der Rasse α zeigt makroskopisch einen wenig gewellten Rand und eine glatte Oberfläche, deren Mitte etwas nabelartig erhöht ist. Von dieser nabelartigen Mitte gehen dann bei älteren Kulturen sternförmige Ausstrahlungen (Textfig. 14 b_2) aus, die auch den Rand der Kolonie erreichen (Textfig. 14 b_3) und dieselbe in Sektoren einteilen.

Digitized by Google

Bei den Kolonien der Rasse β dagegen ist die Oberfläche von Tälern und Hügeln durchsetzt, die von der hier etwas eingesenkten Mitte bis zum Rande in Windungen verlaufen; derselbe erscheint daher durch die einmündenden Täler und Hügel stark gebuchtet.

Während die Kolonie der Rasse α eine feuchtglänzende Oberfläche besitzt, weist die der Rasse β eine trockene auf.



Textfig. 14. Textfig. 15.

Textfig. 14. Riesenkolonien der Rassen α und β. a und b auf Würzeagar, c auf Rohrzuckeragar (Rasse α).

Textfig. 15. Sproßbäumchen der Rasse β aus einer Riesenkolonie auf Würzeagar.

Auch mikroskopisch zeigen beide Rassen ein wohl unterscheidbares Verhalten. Denn die Rasse β erweist sich unter dem Mikroskope als in Sproßbäumchen wachsend (Textfig. 15), wodurch die gekräuselte Oberfläche ihrer Kolonie zustande kommt, während die Zellen der Rasse α höchstens zu zweien angeordnet sind (Textfig. 17).

Dauerzellen finden sich in älteren Kolonien in reichlicher Anzahl, besonders in der Mitte und an der Oberfläche der Kulturen. Während jedoch bei der Rasse β die Dauerzellen infolge ihrer Sproßbäumchen perlschnurartig aneinandergereiht sind (Textfig. 15 *), finden sie sich bei der Rasse α einzeln.

Auch die sektorartigen Ausstrahlungen von der Mitte der Riesenkolonien der Rasse α sind in alten Kulturen zu Dauerzellen umgewandelt.

Digitized by Google

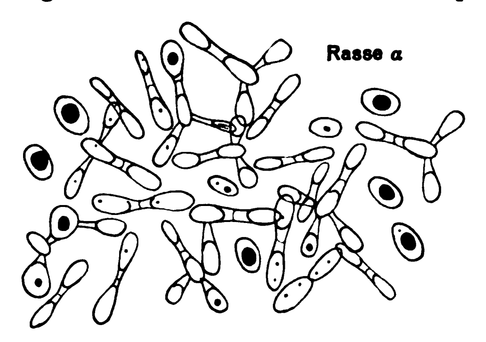
Um auch die Ausbildung charakteristischer Riesenkolonien auf anderen Nährböden als auf Würzeagar studieren zu können, wurden Riesenkolonien auf Saccharoseagar angelegt. Als Nährsalze wurden bei folgenden Versuchen immer an Magnesiumsulfat 0,2 Proz., an Monokaliumphosphat 0,3 Proz. genommen. Die Saccharose- und Peptonkonzentration wurde entsprechend den folgenden Rezepten gewählt.

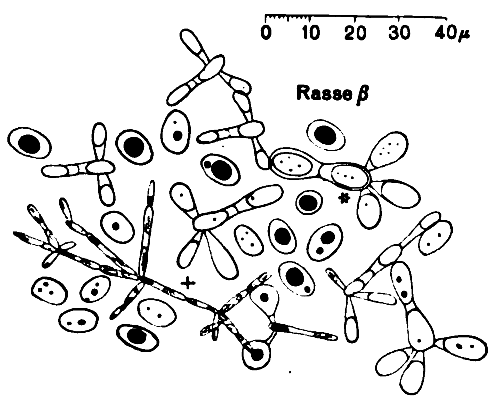
Versuch I. Es wurde ein Saccharoseagar verwendet, der neben den oben erwähnten Nährsalzen folgende Zusammensetzung hatte:

Pepton	0,5	Proz.
Saccharose	5,0	„
Agar	2,0	„

Der Agar wurde wiederum in PETRI-Schalen ausgegossen und punktförmig mit den betreffenden Stämmen geimpft.

Versuch II. In vorstehendem Rezept wurde die Peptonmenge mit nur 0,001 Proz. gewählt, sonst alle anderen Bestandteile auf gleicher Konzentration belassen.





Textfig. 16. Kreuzförmige Modifikation beider Rassen auf 40 proz. Saccharoseagar ohne Stickstoffquelle; + tote Sproßbäumchen, * Beginn der Bildung von Dauerzellen.

Bei beiden Versuchen (I u. II) waren die Riesenkolonien durch ihre Farbe von den auf Würzeagar gewachsenen verschieden; dieselbe war weiß. Die Rasse β zeigte dieselbe Oberflächengestaltung wie auf Würze, während Rasse α auch darin verschieden war. Denn die Riesenkolonie dieser Rasse wies ein oder zwei konzentrische Ringe auf, besaß wie bei der auf Würzeagar eine etwas nabelartig erhöhte Mitte von der aber sehr feine Strahlen (Textfig. 14) ausgingen. Nach dem letzten konzentrischen Ringe nahm die Zahl der Strahlen stark zu. Diese sind jedoch so fein, daß sie meistens nur mit der Lupe gesehen werden können. Mikroskopisch

Digitized by Google

zeigen beide Kolonien dieselben Zellformen, respektive Zellverbände, wie auf Würzeagar.

Versuch III. Beide Rassen wurden auf einen Agar geimpft, der neben den Nährsalzen mit 40 Proz. Saccharose und 0,5 Proz. Pepton versetzt war.

Die Kolonien zeigten makroskopisch dasselbe Bild wie unter Versuch I u. II beschrieben. Mikroskopisch wiesen die Zellen die schon beschriebene Peptonmodifikation auf und zwar waren Zellen mit vielfach kronenförmiger Sprossung vorhanden. Rasse β wuchs wieder, gemäß der Oberflächenausgestaltung in Sproßbäumchen. Auch hier war das Fehlen des sonst so häufigen Fetttropfens charakteristisch; ausgenommen waren nur die Dauerzellen, in denen derselbe ausgebildet wird.

Versuch IV. Es kam derselbe Agar wie in Versuch III zur Anwendung, nur wurde eine Peptonkonzentration von 0,001 Proz. genommen.

Makroskopisch waren die Kolonien mit denen in den Versuchen I—III erhaltenen vollkommen übereinstimmend. Mikroskopisch jedoch zeigten sie, da die Bedingungen für die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation durch die Zusammensetzung des Agars erfüllt waren, dieselbe in reichlicher Anzahl, besonders an der Oberfläche der Kolonien. Man hätte erwarten können, daß die Ausbildung der kreuzförmigen Modifikation auf dem Agar den Rand und die Oberfläche der Kolonien in bezug auf ihre Gestalt beeinflussen sollte. Eine mikroskopische Beobachtung einer nur wenige Stunden alten Kolonie beider Rassen lehrt die Ursache des gleichen Verhaltens kennen; die Rasse α bildet nur einzelne Komplexe in kreuzförmigem Sproßverbande aus, während Rasse β ihre kreuzförmige Modifikation aus den Sproßbäumchen heraus ausbildet. Die seitlichen Zellen der kreuzförmigen Modifikation verflechten sich nun so ineinander, daß sowohl durch die Regelmäßigkeit der Verflechtung der glatte Rand der Riesenkolonie der Rasse α bedingt wird, als auch durch die vorhandenen Sproßbäumchen der Rasse β ihre Oberflächengestaltung keine Beeinträchtigung erfährt.

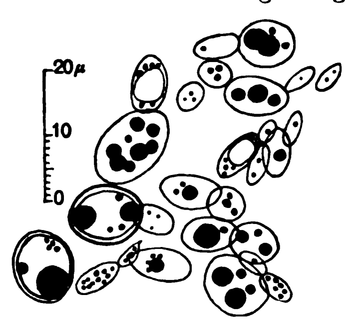
Versuch V. Es wurden beide Rassen auf reinen, nur mit dem üblichen Zusatz der beiden Nährsalze versehenen 40 proz. Saccharoseagar in PETRI-Schalen geimpft.

Die Kolonien wiesen infolge des Fehlens einer Stickstoffquelle ein sehr geringes Wachstum auf; die Oberfläche und der Rand der Kolonien beider Rassen waren bei diesem Versuch völlig gleich.

Unter dem Mikroskop sieht man sofort die Ursache des gleichen

Digitized by Google

Verhaltens beider Rassen auf diesem stickstofffreien Agar. Denn auf diesem kommen die Sproßbäumchen der Rasse β nicht zur Ausbildung; wo sie aber doch vorhanden waren, waren sie abgestorben; es findet sich bei beiden Rassen nur die kreuzförmige Modifikation und Dauerzellen, neben solchen, die gerade in den Dauerzustand übergehen (Textfig. 16). Beobachtet man die Kolonien einige Tage später, so kann man sich überzeugen, daß alle Zellen zu Dauerzellen umgewandelt sind.



Textfig. 17.

Textfig. 17. Zellen der Rasse α aus einer Riesenkolonie auf Würzeagar.

In den Textfig. 9—17 Fetttröpfchen schwarz, Vakuolen umrandet gezeichnet.

Vorstehende Versuche I—IV zeigten auch, daß Rasse α sowohl auf 0,5 Proz. als auch 0,001 Proz. Pepton ein gleiches Wachstum hatte, während Rasse β bei einer Konzentration von 0,001 Proz. Pepton in der Größe der Kolonien hinter denen der Rasse α zurückblieb.

Auf ein letztes noch festgestelltes Unterscheidungsmerkmal wird noch im nächsten Abschnitt hingewiesen (S. 238).

VII. Ernährungsphysiologie und Stoffwechselprodukte.

Vorausgeschickt muß werden, daß ungehopfte Bierwürze für die Entwicklung des Pilzes eine außerordentlich vorteilhafte Nährstoffquelle bedeutet. Um seine Ansprüche an

Kohlenstoffquellen

kennenzulernen, wurde der *Anthomyces* auf einem Nährsalzagar gezüchtet, der folgendermaßen zusammengesetzt war:

$MgSO_4$	0,2 g
KH_2PO_4	0,3 g
H_2O	97,0 g
Pepton	0,5 g
Agar	2,0 g

Je 95 ccm dieses Agars wurden mit je 5 g der Zuckerarten: Saccharose, Laktose, Maltose, Glukose und Fruktose versetzt. Mit diesen kohlehydrathältigen Nährböden wurden Petri-Schalen ausgegossen und mit Hilfe einer Platinöse die zu prüfenden Stämme punktförmig aufgetragen. Die Beurteilung der Versuche erfolgte durch Vergleich der Größe der nach 14 Tagen gewachsenen Kolo-

Digitized by Google

nien. Zu gleicher Zeit war auch als Kontrolle eine Petri-Schale mit obigem Agar, jedoch ohne Kohlehydratquelle, beschickt worden.

Es zeigte sich, daß Maltose, Glukose, Fruktose und Saccharose für das Wachstum günstiger waren als Laktose, obwohl auch auf diesem Nährboden ein deutliches Wachstum zu erkennen war, verglichen mit dem Kontrollnährboden ohne Kohlehydratquelle.

Auch Zitrate und Tartrate wurden dem Pilz als Kohlenstoffquellen geboten und zwar in Form der Kaliumsalze. Es wurden 0,5 g der Salze auf 100 g Peptonagar gegeben. Auch freie Zitronen- und Weinsäure — 1 Proz. in 100 g oben genannter Nährsalzlösung — wurden versucht.

Das Resultat dieser Versuche war, daß der Pilz nur ein schwaches Wachstum auf beiden Säuren oder ihren Kaliumsalzen zeigte; das Wachstum auf Zitronensäure und ihrem Kaliumsalze war günstiger als auf Weinsäure und Kaliumtartrat.

Ebenso war das Wachstum des *Anthomyces* in obiger Nährlösung ohne Agar, versetzt mit 0,1 Proz. Alkohol als Kohlenstoffquelle, sehr schwach.

Stickstoffquellen.

Zu diesen Versuchen wurde ein 5 proz. Saccharoseagar mit dem obigen Gehalte an Nährsalzen verwendet, der jedoch an Stelle der 0,5 Proz. Pepton die entsprechende Menge der Verbindungen: Asparagin, Harnstoff, Tyrosin, Glykokoll, Ammonsulfat und -chlorid und Kaliumnitrat enthielt. Mit dem betreffenden Agar wurden Petri-Schalen beschickt und mittels eines Platindrahtes etwas der zu prüfenden Stämme eingetragen. Nebenher wurde noch eine zweite Untersuchungsmethode, nämlich die Beijerinck'sche auxanographische Methode, angewendet; die in dem Saccharosenährsalzagar suspendierten Stämme wurden in Petri-Schalen ausgegossen und einige Körnchen der erwähnten Stickstoffverbindungen auf die Oberfläche des erstarrten Agars gestreut. Zum Vergleich waren bei beiden Versuchsreihen Kulturen auf Nährsalzagar ohne besondere Stickstoffquelle angelegt. Die Größe der nach 14 Tagen herangewachsenen Kolonien bildeten auch hier das Maß für die Beurteilung der Stickstoffquelle.

Die Versuche zeigten, daß hinsichtlich Wachstumsförderung an erster Stelle Pepton, Asparagin und Harnstoff zu setzen sind, an zweiter Tyrosin, Glykokoll, an dritter die Ammoniumsalze.

Auf Kaliumnitrat wuchs der Pilz nicht besser als auf den zum Vergleich benützten Agarplatten ohne Stickstoffquelle.


Digitized by Google

Eine günstige Entfaltung seines Wachstums ist ferner abhängig von dem Zutritt des Sauerstoffes. Denn in einer Agarschüttelkultur folgender Zusammensetzung:

$MgSO_4$	0,2 g
KH_2PO_4	0,3 „
H_2O	92,0 „
Pepton	0,5 „
Saccharose	5,0 „
Agar	2,0 „

die in einem Reagenzglas in hoher Schicht (10 cm) zum Erstarren gebracht worden war, zeigte sich nur von der Oberfläche des Agars bis zur Tiefe von 1—$1^1/_2$ cm Entwicklung von Kolonien; in tiefer gelegenen Partien des Agars kam keine Kolonie auf. Über den weiteren Sauerstoffbedarf des Pilzes siehe S. 238.

Die Reaktion des Nährbodens hatte keinen Einfluß auf das Wachstum der Kolonien, wenn auch der schwach sauren der Vorzug gegeben werden muß. Sowohl 1 Proz. Dikaliumphosphat als auch 1 Proz. Zitronensäure wurden sehr gut vertragen.

Was den Temperatureinfluß auf das Wachstum der Kolonien betrifft, so konnte festgestellt werden, daß dem *Anthomyces* eine Temperatur von 15—20 ° C am besten zusagt. Bei 30 ° C im Brutschrank zeigte sich kein erhöhtes Wachstum. Tiefe Temperaturen bedingen einen Stillstand des Wachstums. Auf Filterpapier eingetrocknete Zellen dem Froste ausgesetzt, sprossen wieder aus, wenn sie in Bierwürze gebracht werden.

Um einen Einblick in die vom Pilz erzeugten Stoffwechselprodukte zu erhalten, wurde er zunächst mit Bierwürze in ein Gärkölbchen gebracht. Aber selbst nach 3 Wochen zeigte sich keine Spur einer Gasentwicklung, obwohl sich der Pilz gut vermehrt hatte. Die vorgenommene Jodoformprobe nach Lieben fiel jedoch positiv aus, und beim Anwärmen des Gärkölbchens über der Bunsenflamme trat eine schwache Gasentwicklung auf, die mit konzentriertem Kaliumhydroxyd als Kohlendioxyd bestimmt werden konnte.

Die Stämme wurden dann noch in Nährlösungen mit dem üblichen Gehalt an Nährsalzen und 0,1 Proz. Pepton eingeimpft; die Nährlösungen waren mit je 5 Proz. Saccharose, Laktose, Maltose, Glukose und Fruktose versetzt.

Auch hier konnte keine Spur einer sichtbaren CO_2-Entwicklung wahrgenommen werden; die Jodoformprobe fiel jedoch überall positiv aus.

Auch in natürlichen Fruchtsäften wurde der Pilz auf seine Gärfähigkeit hin geprüft. Zur Untersuchung gelangte der Most

Digitized by Google

von Heidelbeeren, Johannisbeeren, Äpfeln und Birnen. Bei allen diesen Proben tritt in der Flüssigkeit keine Trübung ein, sondern es zeigt sich nur ein weißer Rand, welcher sich an der Gefäßwand knapp über und unter dem Flüssigkeitsspiegel bildet und in der Gärtechnik ein „Hefering" genannt wird, sowie ein unterer Bodensatz. Die Zellen vom Bodensatz und Hefering sind miteinander übereinstimmend und gleich der hefeförmigen Modifikation. Nur manchmal findet man in dem über den Flüssigkeitsspiegel ragenden Teil des Heferinges Zellverbände, die der Peptonmodifikation zuzuzählen sind. Auch bei diesen Versuchen fiel die Jodoformprobe positiv aus.

Zu erwähnen ist jedoch, daß die Jodoformreaktion bei Laktose sehr schwach ist. Um Irrtümer zu vermeiden, wurde sowohl bei dem Versuch mit Laktose als auch bei den Fruchtsäften, deren Geruch den des gebildeten Jodoforms nicht stark hervortreten läßt, die Proben mit alkoholfreiem Äther ausgeschüttelt und einige Tropfen auf dem Objektträger unter dem Deckglas zur Verdunstung gebracht. Es bilden sich dann in der Mitte desselben die charakteristischen sechsseitigen Tafeln des Jodoforms aus, während am Rande Kristallbäumchen, jedoch immer mit der sechsseitigen Tafelform, entstehen.

Um zu sehen, ob der Pilz vielleicht doch bei Luftabschluß eine energischere Gärtätigkeit entfalte, wurde er in einer 5proz. Saccharoseagarschüttelkultur gezüchtet, außerdem noch in 5proz. Glukoseagar und in Bierwürzeagar. Alle diese Versuche wurden in hoher Schicht im Reagenzglas durchgeführt.

Aber auch bei Luftabschluß wurde keine sichtbare Gärtätigkeit festgestellt.

Zugleich wurde bei diesem Versuch noch ein letztes neues Unterscheidungsmerkmal für beide Rassen aufgefunden; denn es ergab sich, daß die Rasse α in zwei scharf geschiedenen Bändern wuchs. Das erste Band bis ca. 3 mm unter die Agaroberfläche reichend, enthielt nur vereinzelte aufgegangene Kolonien (siehe Taf.), in dem anschließenden ca. 2 mm breiten Band dagegen war dicht Kolonie an Kolonie gelagert. Die Rasse β dagegen bildete in einer Tiefe von ca. 2—10 mm Kolonien aus, die weniger an Zahl, als an Größe hervorstechend waren; oberhalb und unterhalb dieser größeren Kolonien wurden noch zahlreiche kleinere ausgebildet.

Das Temperaturoptimum war für den *Anthomyces* bei diesen Gärversuchen das gleiche wie bei der Kultur auf der Oberfläche fester Nährböden. Bei 30° C im Brutschrank wurde auch keine sichtbare Gärtätigkeit erzielt.

Digitized by Google

Um nun die Stoffwechselprodukte des Pilzes näher charakterisieren zu können, wurden folgende Versuche durchgeführt.

Versuch I. In einem Erlenmeyer-Kolben von 500 ccm wurden 250 ccm ungehopfte Bierwürze gegeben mit einem festgerollten Watteverschluß versehen und sterilisiert. Hierauf wurde der Pilz eingeimpft. Es wurde dieser Versuch mit den Stämmen T (Rasse α) und Li I (Rasse β) vorgenommen. Von jedem einzelnen Stamm wurden zwei Kolben angesetzt. Die in die Kolben eingeimpften Stämme wurden 3 Wochen bei Zimmertemperatur belassen. Dabei vermehrte sich der Pilz sehr gut und bildete einen ca. 2 mm hohen Bodensatz, die Flüssigkeit blieb klar.

Nach dieser Zeit wurden aus jedem Kolben 200 ccm abpipettiert, in einen Rundkolben von 500 ccm gebracht, mit Kaliumhydroxyd alkalisch gemacht und am absteigenden Kühler überdestilliert. Der Zusatz von KOH geschah, weil nach C. Neuberg (7) ohne diesen etwa vorhandener Alkohol nicht zur Gänze übergetrieben werden kann. Das Destillat wurde aufs neue mit Kalilauge versetzt und ca. 50 ccm übergetrieben. Der im Kolben befindliche Rückstand wurde mittels der Jodoformprobe auf etwa noch nicht destillierten Alkohol geprüft. Die Probe fiel jedoch immer negativ aus.

Mit 50 ccm des zweiten Destillates wurde mittels des Pyknometers das spezifische Gewicht desselben bestimmt.

Pyknometer	27,755 g	Rasse α: Pykn. + Dest.	77,520 g	77,576 g
+ H_2O	77,625 „		27,755 „	27,755 „
H_2O	49,870 g		49,765 g	49,821 g
		Rasse β: Pykn. + Dest.	77,480 g	77,480 g
			27,755 „	27,775 „
			49,725 g	49,725 g

Das Destillat der Rasse α besitzt also ein höheres spezifisches Gewicht als das der Rasse β. Das spezifische Gewicht wurde aus dem Mittel der Versuche 49,759 mittels folgender Gleichung ermittelt:

$$49{,}76 : 49{,}87 = x : 1 \qquad x = 0{,}999.$$

Dem spezifischen Gewicht 0,999 entspricht ein Alkoholgehalt von 0,5 g bei 15° C (12), bei welcher Temperatur die Wägungen ausgeführt wurden. Da sich nun 0,5 g Alkohol in 200 g Würze befunden hatten, so entspricht der Bildung desselben in 100 g Würze 0,25 Gewichtsprozent.

Versuch II. Säurebildung konnte nicht beobachtet werden. Von den bei Versuch I noch gebliebenen 50 ccm Würze wurden 40 ccm filtriert und 20 ccm davon zur Titration verwendet. Es wurde so verfahren, daß diese 20 ccm Würze mit 80 ccm Wasser

Digitized by Google

(dest.) auf einem Wasserbade auf 30° erwärmt wurden, um die geringen Mengen Kohlensäure zu vertreiben. Vor dem Versuch wurden ebenfalls 20 ccm der unvergorenen Würze desselben Sudes unter gleichen Bedingungen geprüft. Nachstehend das Mittel aus vier durchgeführten Titrationen:

vor dem Versuch 9,6 ccm

nach „ „ 9,9 ccm verbrauchte ccm $\frac{n}{50}$ KOH.

Man erkennt, daß die Werte fast gar nicht differieren.

Die Untersuchung des Destillates erstreckte sich darauf, ob tatsächlich Äthylalkohol vorliege, ob Aldehyde vorhanden seien und ob Ester vielleicht in solcher Menge vorlägen, daß sie durch Verseifung nachweisbar wären. Denn das Destillat besaß einen Geruch, der an Weinbranntwein erinnerte.

Prüfung auf Aldehyde. Bei der Silbernitratprobe trat kein Silberspiegel auf; es war nur eine sehr schwache gelbe Färbung sichtbar.

Prüfung auf Äthylalkohol. Nachdem nun Aldehyde nicht vorhanden waren, konnte daran geschritten werden, den vermuteten Äthylalkohol als solchen durch Oxydation mittels $KMnO_4$ zu Essigsäure zu charakterisieren.

50 ccm Destillat wurden mit $KMnO_4$ bis zur schwachen Rotfärbung versetzt und am Rückflußkühler erhitzt, bis die rote Färbung verschwunden war. Hierauf wurde von dem ausgeschiedenen MnO_2 abfiltriert, das Filtrat durch $\frac{n}{100}$ HCl neutralisiert und in der nun neutralen Flüssigkeit (6) mit $FeCl_3$ die Essigsäure nachgewiesen; es trat die für Essigsäure charakteristische blutrote Färbung auf.

Verseifungsprobe auf Ester. 50 ccm Destillat wurden am Rückflußkühler mit $\frac{n}{100}$ KOH durch 2 Stunden zum Sieden erhitzt und die verbrauchte Anzahl ccm durch Zurücktitrieren mit $\frac{n}{100}$ HCl zu bestimmen versucht. Es ergab sich keine nennenswerte Differenz; für 100 ccm Destillat wurde von $\frac{n}{100}$ HCl 0,6 ccm mehr verbraucht.

In der Literatur über die Erzeugung alkoholfreier oder wenigstens alkoholarmer Getränke wird angegeben (1, 2), daß zu den zu verwendenden Fruchtsäften Blüten in frischem oder getrocknetem Zustande gegeben würden, wodurch die Fruchtsäfte durch die in den

Digitized by Google

Blüten befindlichen Hefen, die sog. Nektarhefen, vergoren würden. Die Vergärung des Gärgutes mit diesen Hefen bleibe jedoch nicht auf der Stufe $CO_2 + C_2H_5OH$ stehen, sondern der gebildete Alkohol oder seine Vorstufe, der Acetaldehyd, würden durch die Nektarhefen weiter zu $CO_2 + H_2O$ oxydiert, oder die Zwischenstufe CH_3CHO, Acetaldehyd, weiter zu Säuren und Estern umgewandelt.

Es lag nun nahe, unserem Pilz, der ja so häufig in den Blüten vorkommt, obige Eigenschaften zuzuschreiben. Nach meinen vorstehenden Untersuchungen muß dies aber verneint werden, denn erstens ist weder CO_2 besonders hervortretend, noch werden Säure und Ester in beachtenswerter Menge produziert.

Außerdem wurde ein als alkoholarm gepriesenes Getränk mit Namen Mimosa, das in Bozen in Südtirol erzeugt wird, auf die Anwesenheit des *Anthomyces* von mir untersucht. Es war mir leider nur möglich, auf Filterpapier aufgetrockneten Satz zu bekommen. Wurde das hefehaltige Filterpapier in sterile Würze überführt, so konnte schon nach wenig Stunden eine lebhafte CO_2-Entwicklung wahrgenommen werden. Es wurden aus der gärenden Flüssigkeit zwei Hefestämme isoliert, die nichts mit dem *Anthomyces* gemein hatten und beide starke Kohlendioxydentwicklung aufwiesen. Weder in der gärenden Flüssigkeit noch im Bodensatz konnte unser Pilz gefunden werden.

Die Stoffwechselprodukte des *Anthomyces* sind also wenig hervortretend gegenüber denen der echten Hefepilze, und im Nektar der Blüten infolge der hohen Konzentration desselben wohl in noch geringerem Maße vorhanden; denn wenn auch die echten Hefepilze nach Kohl (4) unter Umständen hochkonzentrierte Säfte vergären können, so ist dies in der Regel nicht der Fall.

VIII. Vorkommen.

Der Pilz kommt in der Natur wohl ausschließlich in der kreuzförmigen Modifikation vor, soweit er nicht durch ungünstige Lebensbedingungen gezwungen ist, Dauerzellen auszubilden. Letzteres ist der Fall im Magendarmkanal der Bienen und Hummeln, sowie im Boden, wohin er aus den herabfallenden Blüten gelangt.

Von den Hummeln, in denen er überwintert, wird der Pilz bereits im ersten Frühjahr in die Nektarien der Blumen übertragen, und tatsächlich konnte er von mir in dem sehr früh blühenden *Galeobdolon luteum* aufgefunden werden. Später wird seine Verbreitung auch von den Bienen übernommen. Es stimmt mit seiner

Digitized by Google

Übertragung durch die genannten Insekten gut überein, daß er fast ausschließlich in den Blüten gefunden wird, die hauptsächlich von Bienen und Hummeln besucht werden.

Solche sind aus der Familie der Labiaten: *Lamium*, *Stachys*, *Galeobsis*, *Galeobdolon*, aus der Familie den Scrophulariaceen: *Linaria* und *Antirrhinum*; ferner von den Papilionaceen: *Pisum*, weiter *Tilia* und *Tropaeolum* und die Composite *Cirsium arvense*.

Bei der Geschäftigkeit und Zielbewußtheit, mit der diese Insekten Pflanze für Pflanze und Blüte für Blüte abzusuchen pflegen, ist es auch verständlich, daß der Pilz im Sommer in fast jeder aufgeblühten Blume der genannten Pflanzen massenhaft anzutreffen ist.

Bei der Häufigkeit ihrer Blütenbesuche ist wohl auf eine fast ausschließliche Verbreitung des *Anthomyces* durch Bienen und Hummeln zu rechnen, der gegenüber eine Übertragung durch andere Insekten, z. B. Schmetterlinge und Ameisen, sehr zurücktritt, ebenso wie jene Infektion des Nektars, die durch Staub erfolgen könnte.

Es gelang mir nämlich, den *Anthomyces* im Erdboden aufzufinden, und zwar in der Erde eines Tropaeolumbeetes, in dessen Blüten ich ihn auch vorher gefunden hatte.

Die Erdproben wurden Mitte Oktober entnommen, und zwar von der Oberfläche des Beetes, und erst Mitte November untersucht. Da nun die vielen in der Erde vorkommenden Bakterien und Schimmelpilze so sehr die Untersuchung störten, daß an das Auffinden des *Anthomyces* nicht zu denken war, benützte ich seine Eigenschaft, gegen hohe Säurekonzentration unempfindlich zu sein, zu seiner Abscheidung aus dem Gemisch der Bodenflora.

Dabei wurde wie folgt vorgegangen: Die Erdproben wurden sorgfältig durchmischt, und zirka 2—3 ccm davon in ein Proberöhrchen gegeben und mit 20 ccm 1 proz. Zitronensäurelösung übergossen. Unter häufigem Umschütteln wurde die Erde 2 Tage lang ausgezogen, vom groben Bodensatz abgegossen und nochmals mit einer frischen 1 proz. Zitronensäurelösung übergossen, welche aber 5 Proz. Saccharose als Kohlehydratquelle enthielt. Nach weiteren 4 Tagen wurde diese Flüssigkeit mit Würzegelatine vermischt und in PETRI-Schalen ausgegossen. Die Schalen waren fast frei von Bakterien und Schimmelpilzen; die aufgehenden Kolonien des *Anthomyces* waren daher leicht aufzufinden.

Es wäre zu erwarten gewesen, daß der *Anthomyces* auch im Bienenhonig zu finden sei, nachdem sowohl GRÜSS als auch SCHOELLHORN die Übertragung desselben durch Bienen von Blüte zu Blüte festgestellt und ersterer die Ansicht ausgesprochen hatte, er gelange

Digitized by Google

mit dem Honig in die gedeckelten Waben. Nun konnte er aber von mir nie im Bienenhonig aufgefunden werden, obwohl sehr zahlreiche Versuche in diesem Sinne angestellt wurden.

Diese wurden teils in der eben beschriebenen Weise, die zur Isolierung des Pilzes aus dem Boden führte, ausgeführt, teils auch so, daß der Honig mit Gelatine vermischt und in Petri-Schalen ausgezogen wurde. Die Gelatine hatte einen Zusatz von 0,5 Proz. Pepton erhalten.

In bezug auf das Vorkommen der beiden Rassen sei bemerkt, daß Rasse α weitaus am häufigsten anzutreffen ist. Rasse β wurde von mir aus *Linaria vulg.* und *Stachys silv.* isoliert.

IX. Ergebnisse.

1. Die charakteristische Gestalt des Pilzes im Nektar der Blüten ist bedingt durch eine geringe Stickstoffkonzentration, deren obere Grenze bei 0,001 Proz. liegt und einer Zuckerkonzentration von mindestens 20 Proz. für Saccharose. Außerdem ist reichlicher Luftzutritt erforderlich.

2. Es gelingt in Lösungen, die 0,5 Proz. Saccharose enthalten und durch Zusatz eines anorganischen Salzes isotonisch mit 40 Proz. Rohrzuckerlösung gemacht wurden, den *Anthomyces* zur Ausbildung des kreuzförmigen Sproßverbandes zu bringen, so daß also die osmotische Konzentration der bedingende Faktor ist.

3. Die kreuzförmige Modifikation ist ausgezeichnet durch schlanke, keulenförmige Zellen, die eine polare Verdickung der Zellwand besitzen und in deren dickerem Ende sich dort, wo die Zellwand am dünnsten ist, das Lumen der Zelle mit dem Protoplast befindet. Dort findet auch die Aussprossung statt.

4. Die Verdickung der Zellwand ist durch Corallin-Soda sowie durch Kongorot zu färben; im Protoplast befinden sich Öltröpfchen aus neutralem Fett; ebenso ist Volutin vorhanden. Die Zellen sind außerdem noch von einer Schleimhülle umgeben. Die hefeförmige Modifikation besitzt Glykogen.

5. Die Peptonmodifikation ist ein Übergangsglied von der kreuzförmigen zur hefeförmigen Modifikation, bedingt durch reichliche Zufuhr von Stickstoffnahrung.

6. Es wurden zwei Rassen des Pilzes aufgefunden, welche sich durch ihre Wuchsform auf festen Nährböden unterscheiden, ferner bei der Kultur in hoher Schicht in einem Nährsalzagar mit Saccharose- oder Glukosezusatz durch ihr Sauerstoffbedürfnis.

Digitized by Google

7. Die Stoffwechselprodukte sind wenig hervortretend, es werden in 100 g Würze 0,25 g Äthylalkohol gebildet. Aldehyde, Säuren und Ester sind in quantitativ nicht bestimmbarer kleiner Menge vorhanden. Ernährungsphysiologisch schließt sich der Pilz den echten Hefepilzen an. Doch tritt keine deutliche Gärung auf.

Prag II. viničná 3a.
Pflanzenphysiologisches Institut der deutschen Universität.

X. Literaturverzeichnis.

1) GRAFE, V.: Die Gärungsprobleme. Die Naturwissenschaften I, 1913 p. 1298.
2) —: Chemie der Pflanzenzelle. Berlin 1921 p. 265—267.
3) GRÜSS, J.: Über die Anpassung eines Pilzes (Anthomyces Reukaufii) an den Blütenbau und Bienenrüssel. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 35 1917 p. 746.
4) KOHL: Die Hefepilze. Leipzig 1908 p. 24.
5) LINDNER, P.: Zur Verflüchtigung des Biosbegriffes. Bakt. Zentralbl. Bd. 51 1920 p. 143. Referat.
6) MEYER, H.: Quantitative Bestimmung organischer Atomgruppen. Berlin 1904 p. 13.
7) NEUBERG, C.: Die Zersetzung des Zuckers während der alkoholischen Gärung. Biochem. Zeitschr. Bd. 58 1913 p. 451.
8) REUKAUF, E.: Die Nektarhefen. Die Kleinwelt III/2 1912/13 p. 25.
9) SCHOELLHORN, C.: Sur la fermentation de quelques levures des nectars des plants d'hiver. Bull. soc. bot. de Genève Ser. II T. 11 1919 p. 154. Ref. Bakt. Zentralbl. Bd. 52 1921 p. 154.
10) SCHUSTER u. V. UHLELA: Studien über Nektarorganismen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 31 1913 p. 129.
11) EMICH, F. siehe ABDERHALDEN, Handb. d. biochem. Arbeitsmethoden Bd. 9 p. 131. Berlin 1919.
12) Chemikerkalender, Tabellen zur Bestimmung der Alkoholgrade. Berlin 1921.

Tafelerklärung.

Tafel 9.

Fig. 1. Photographien gleich alter Kulturen auf Würzeagar. Vergr. $2^1/_2 \times$. Links Rasse α, rechts Rasse β.

Fig. 2. Beide Rassen, in 5 Proz. Glukoseagar gewachsen. Links Rasse α, rechts Rasse β. Natürliche Größe.


Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Aus den Zoologischen Instituten Würzburg und Königsberg (Pr.).

Morphologische und physiologische Untersuchungen an *Blepharisma undulans* Stein.

(Studien über den Formwechsel der Infusorien.)

Von
Priv.-Doz. Dr. **Hans-Adam Stolte.**

(Hierzu Tafel 10—12 und 53 Textfiguren.)

Inhaltsübersicht.

Digitized by Google

A. Morphologie.

Einleitung.

Wenngleich der Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit in den physiologischen Untersuchungen liegt, die eine weitere Bearbeitung vor einiger Zeit in Angriff genommener Fragen (STOLTE 1922 b) sein sollen, mußte doch der morphologische Daten enthaltende Abschnitt vorausgeschickt werden als Grundlage für die experimentelle Arbeit. Eine Durchsicht der *Blepharisma*-Literatur läßt nämlich erkennen, daß der morphologische und damit systematische Wert der einzelnen Zellkomponenten dieses Infusors von den Beobachtern sehr verschieden hoch eingeschätzt wird, offensichtlich infolge zu geringen Beobachtungsmaterials, da *Blepharisma* nicht gerade häufig ist. Das riesige Material von *Blepharisma undulans*, das mir zur Verfügung stand, verlockte Irrtümer richtig zu stellen, die konstanten Charaktere der Art herauszuarbeiten und von ihnen die individuell variablen Formbestandteile zu trennen. Endlich gelang es den mannigfachen Formwechsel dieser Heterotrichen in seinem tatsächlichen Ablauf festzustellen. Die Analyse dieser Formwechselvorgänge soll, soweit sie mittels Beobachtung und Experiment durchgeführt werden konnte, im II. Abschnitt gegeben werden.

STEIN (1867) beschreibt als zur Gattung *Blepharisma* gehörig zwei Arten, die er so klar charakterisiert, daß man glauben sollte, eine Verwechslung sei unmöglich. Aber selbst BÜTSCHLI (1887—89) erscheint die Artumgrenzung innerhalb der Gattung unsicher. Insbesondere gilt dies von dem Wert „einer ziemlichen Reihe von Variationen“, in denen „*Bl. undulans*, die eigentlich *Bl. Musculus* EHRBG. heißen muß“, auftritt. EYFERT-SCHÖNICHEN-KALBERLAH (1909) äußern sich nicht sehr bestimmt über die Abgrenzung der drei Arten und betonen die große Variabilität von *Bl. undulans*. In neuerer Zeit hat CALKINS (1912) sich genauer mit *Bl. undulans* befaßt. Aber seine Untersuchung enthält viele Beobachtungsfehler, so daß man nur annehmen kann, daß seine Studien unter zu geringem und in der Kultur geschädigtem Material zu leiden hatten. CALKINS hält *Bl. lateritium* und *undulans* für zwei Varianten derselben Art. So war also der systematische Wert der einzelnen Typen wieder völlig unklar und dieser Zustand rechtfertigt die folgenden morphologischen Untersuchungen. Sie wurden sämtlich an einem Klon angestellt, der vom Januar 1922 an gezüchtet wurde. Alle von der fest umrissenen Grundform abweichenden Varianten stellten sich als milieu-


Digitized by Google

bedingt heraus, wie ich im II. Abschnitt zeigen werde. Es kann also — um dies vorwegzunehmen — *Bl. undulans* STEIN als eine gut charakterisierte Art angesprochen werden.

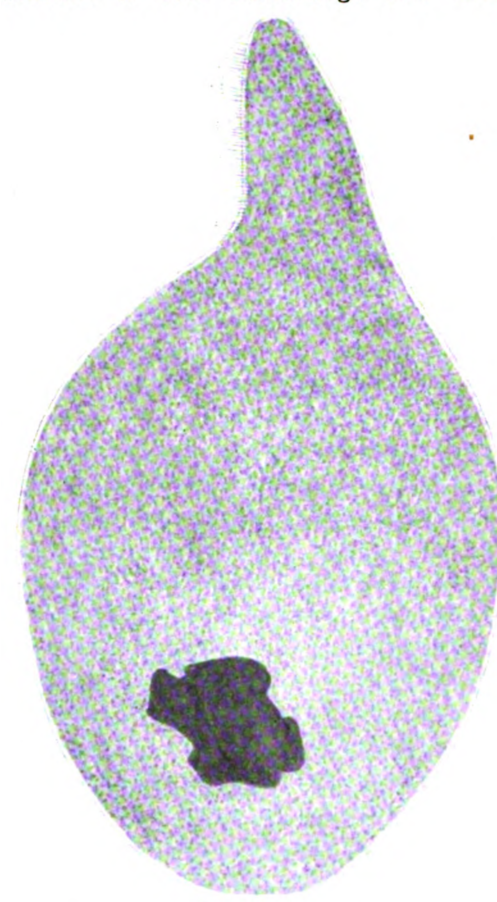
Kurz vor Abschluß dieser Arbeit erschien ein Werk von E. PENARD (1922), das auch eine Anzahl Vertreter der Gattung *Blepharisma* behandelt. Auch dieser Autor hält *Bl. lateritium* und *undulans* für dieselbe Art, betont aber kurz hinterher die große Unsicherheit der Artumgrenzung innerhalb der Gattung. Der Kern soll für beide Formen kompakt sein. Da der Verfasser sich nur auf Freilandbeobachtungen, nicht auf Experimente und Züchtung stützt, so sind seine Ergebnisse für uns nur von geringem Belang.

a) Äußere Gestalt.

Die ungeheure Formenmannigfaltigkeit einer *Blepharisma*-Population ist eine höchst merkwürdige Erscheinung und war für mich der Anlaß zu diesen Untersuchungen, die im Anschluß an ähnliche Beobachtungen bei *Stentor coeruleus* vorgenommen wurden. Sehen wir von extremen Bedingungen im Lebensraum einer solchen Population ab, so läßt sich eine ganze Stufenfolge der Individuengröße aufstellen, aus deren Umrissen eine gewisse Gestaltnorm ableitbar ist. Trotzdem sind in einer solchen Reihe die allerverschiedensten Typen vertreten. In Textfig. 1 mag diese Reihe im Bilde vorgeführt werden: a ist eine Besonderheit, ein Teilungsstadium, mit kompaktem Kern, und als solches über das individuelle Maß schon hinausgewachsen. Immerhin gibt es einen Begriff von den größten Dimensionen, die auftreten. b ist nur wenig kleiner und stellt mit den übrigen Formen c bis f eine Gruppe der häufigst beobachteten Größen in einer einigermaßen normalen Population dar. Daneben fallen aber am gleichen Ort und zu gleicher Zeit kleinere Formen auf (g, h). Sie ähneln oft in Größe und Gestalt *Paramaecium.* i und k dagegen fallen aus dem Rahmen solcher Umweltverhältnisse: es sind Hungerformen, wie die vergrößerte Vakuole von i anzeigt und durch den zusammengefallenen Großkern von k deutlich wird. Dieser Formreichtum macht es schwierig, für die Gestalt einen treffenden Ausdruck zu finden. So haben die älteren Autoren die verschiedenartigsten Vergleiche herangezogen. PERTY (1852), der das Genus *Blepharisma* schuf, nennt es lanzettförmig, ebenso STEIN, EYFERT spricht von einem etwa rhombischen Körper bei *Bl. musculus* und vergleicht die Gestalt von *B. lateritium* mit einem Gärtnermesser wegen der konkaven Peristomregion und der umgebogenen Spitze. CALKINS wiederum spricht von einer

Digitized by Google

Lanzettform. PENARD schließlich sagt von *Bl. undulans*, es sei länglich und seitlich zusammengedrückt, das Vorderende zugespitzt und an der Spitze leicht nach links zurückgeworfen. Ist der Ausdruck „Gärtnermesser" sehr treffend für gewisse Formen, so umschließt er doch keineswegs alle. Ich möchte deshalb lieber das Infusor als birnförmig bezeichnen, ein Ausdruck, der eine gewisse Variabilität der Gestalt in sich schließt und die Gestaltnorm am besten charakterisiert.



Textfig. 1a.
Größentypen von *Blepharisma undulans*.
In Teilung. Oc. 1, Obj. 7.

Über die absoluten Größenmaße gehen die Angaben der Autoren auseinander. BÜTSCHLI gibt an: „mittelgroß (400 μ)" und CALKINS mißt 220 bis 70 μ. Zum Vergleich führe ich die Werte der Textfigur 1 auf:

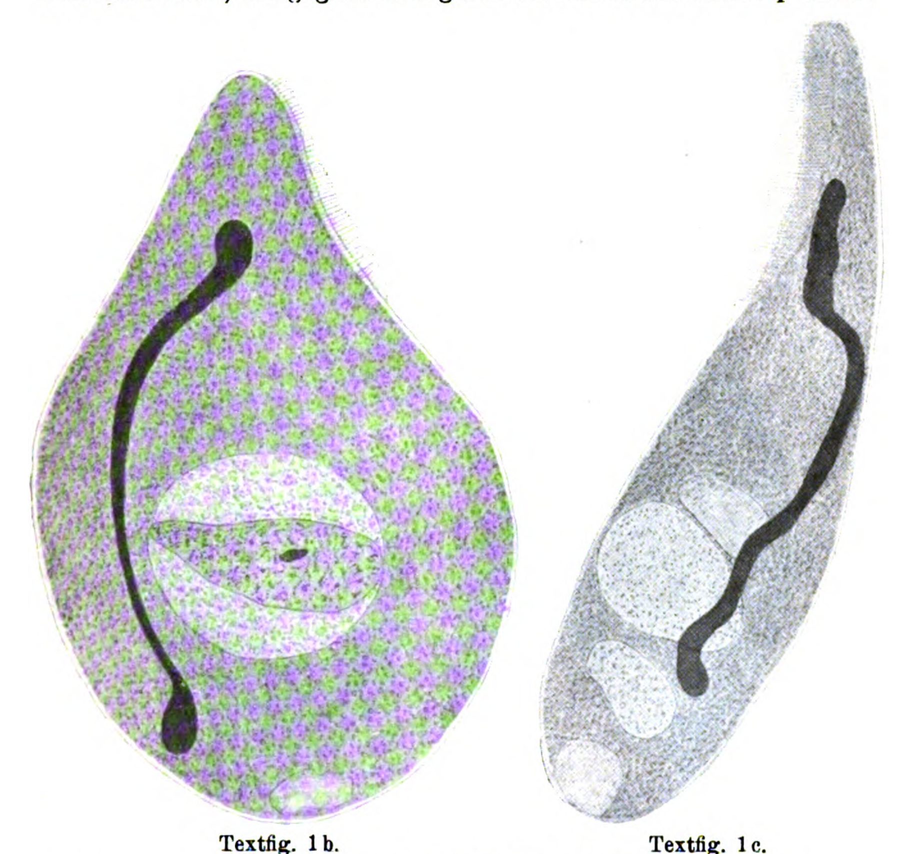
Länge: Breite in μ:
a) 412 : 121,
b) 368 : 121,
c) 382 : 110,
d) 279 : 118,
e) 265 : 132,
f) 265 : 147,
g) 191 : 81,
h) 162 : 66,
i) 147 : 37,
k) 88 : 44.

Daraus geht hervor, daß die obere Grenze meiner Messungen mit den Angaben BÜTSCHLI's, die untere mit den Werten von CALKINS übereinstimmt. Meine äußersten Werte sind übrigens keineswegs extrem, sondern nur aufs Geratewohl herausgegriffen.

Damit ist die Formenfülle einer *Blepharisma*-Population nicht erschöpft, vielmehr wird noch weiter unten auf Individuen einzugehen sein, die aus abnormen Umweltsbedingungen heraus und durch Teilung unter solchen Bedingungen gebildet werden.

Digitized by Google

Ganz besonders eigenartig sind die Symmetrieverhältnisse bei *Blepharisma* und bedürfen einer genaueren Besprechung. Die häufigste Bewegung ist ein Gleiten in großen Kreisen ohne Drehung um die Längsachse; auf Grund dieser Beobachtung möchte man eine flache Ober- und Unterseite unterscheiden. Tatsächlich sind die Tiere aber drehrund und es ist deshalb das Nächstliegende, die Peristomseite als Bauch-, die gegenüberliegende als Rückenseite anzusprechen.



Textfig. 1 b. Textfig. 1 c.

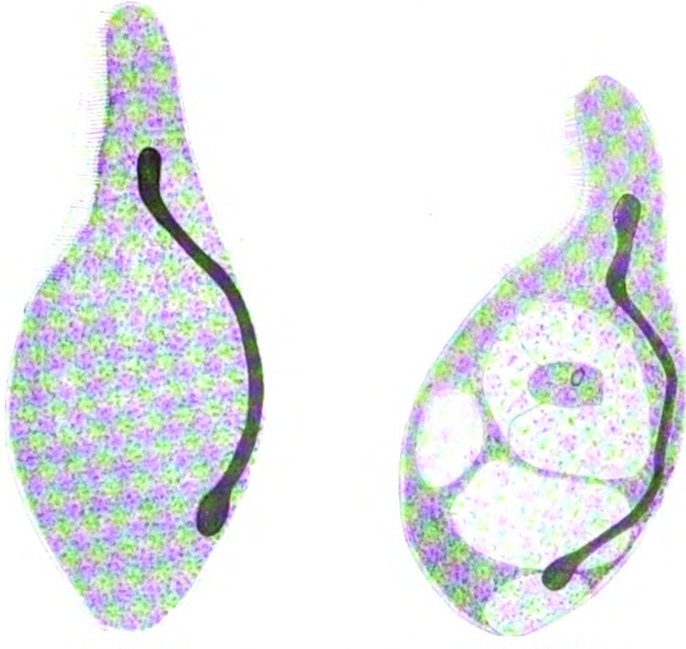
Größentypen von *Blepharisma undulans*.

b Mit großer Nahrungsvakuole. Oc. 1, Obj. 7. c Große Hungerform. Oc. 1, Obj. 7.

Diese ist gleichmäßig konvex gebogen, jene in der unteren Hälfte konvex, in der oberen konkav (Peristomfeld). In gleicher Weise hatte schon BÜTSCHLI in seinem Protozoenwerk den Bau von *Blepharisma* aufgefaßt. Am Übergang der konkaven in die konvexe Partie springt die Peristomanlage meist etwas vor. Hier senkt sich der Cytopharynx ein. Im Querschnitt ist der Körper in allen Teilen

Digitized by Google

drehrund (siehe Taf. 11 Fig. 9, 10, 11) und endigt im Apikal- und Analpol. Der Unterschied zwischen oberer und unterer Hälfte besteht in dem bedeutend größeren Umfang dieser letzteren. Im Leben erscheint die obere Hälfte dreikantig, denn die Peristomanlage ist auf die linke Körperseite verschoben. Rechts schließt die Anlage mit der „Bauchkante" ab und außer der Rückenkante bildet die linke Peristomgrenze einen dritten Grat, wie das Calkins mit den Worten schildert: „the anterior end comes to a rounded point, in which three lines converge: the left margin of the body and the right and left borders of the peristome".



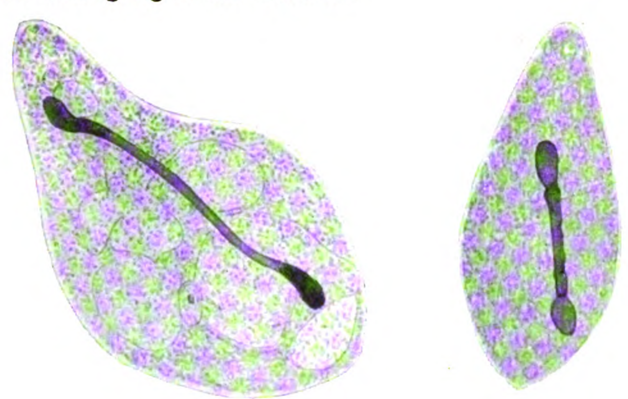
Textfig. 1d. Textfig. 1e.
Größentypen von *Blepharisma undulans*.
d Normalform. Oc. 1, Obj. 7. e Stark vakuolisierte Form. Oc. 1, Obj. 7.

Diese Kanten sind nur bei schlecht genährten Individuen zu sehen und erscheinen in dünnen Flüssigkeitsschichten.

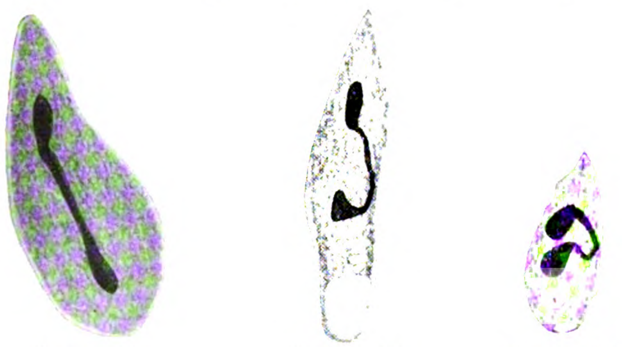
Schließlich noch ein Wort über die beiden Körperpole: Das obere Ende, der Apikalpol ist meist abgerundet, tritt aber auch oft hakenförmig nach der Peristomseite umgebogen auf. Dadurch wird die Peristomanlage noch tiefer in den Körper eingesenkt. Diese Formen haben den Vergleich mit dem Gärtnermesser hervorgerufen,

Digitized by Google

sie sind aber durch besondere Außenbedingungen in solcher Weise verändert, die Hakenform kann also nicht zur typischen Gestalt gerechnet werden. Der Analpol endet bei *Blepharisma* spitz oder stumpf, das wechselt gemäß dem Füllungszustand der dort gelegenen kontraktilen Vakuole, und ist außerdem abhängig von den osmotischen Bedingungen der Umwelt.



Textfig. 1f. Textfig. 1g.
Größentypen von *Blepharisma undulans*.
f Normalform. Oc. 1, Obj. 7. g Kleines Exemplar. Oc. 1, Obj. 7.



Textfig. 1h. Textfig. 1i. Textfig. 1k.
Größentypen von *Blepharisma undulans*.
h Kleine schlanke Form. Oc. 1, Obj. 7. i Hungerform mit Hungervakuole. Oc. 1, Obj. 7.
k Vorgeschrittene Hungerform. Oc. 1, Obj. 7.

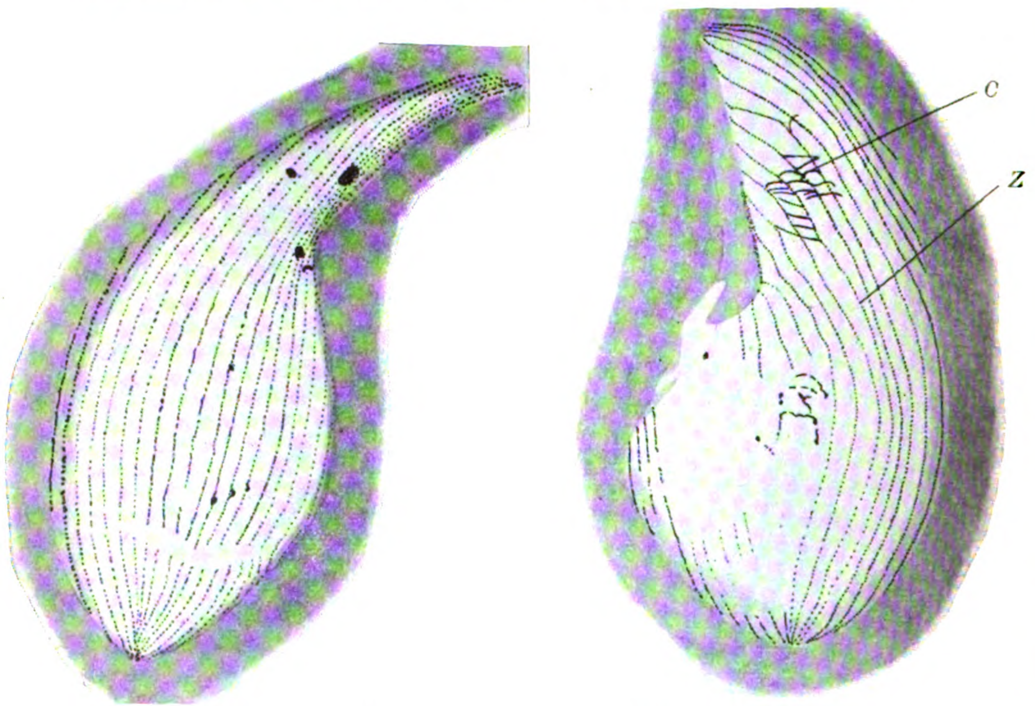
Zusammenfassend können wir also über die äußere Gestalt von *Blepharisma undulans* folgendes aussagen: Gestalt etwa birnförmig und sehr wechselnd, Querschnitt überall kreisrund, an den beiden Polen in einer abgerundeten Spitze auslaufend, deren Gestalt am Analpol von dem Füllungszustand des Exkretionsorganells abhängt.

Digitized by Google

Vorderseite durch die Peristomanlage charakterisiert, die etwas auf die linke Körperseite vorgeschoben ist (Taf. 10 Fig. 1)

b) Ectoplasma.

Wir können bei *Blepharisma* immer zwei ectoplasmatische Schichten unterscheiden, Pellicula und Cortikalplasma. Eine Alveolärschicht ist selten oder gar nicht zu beobachten, fehlt ja bekanntlich andern Infusorien gänzlich. Man kann natürlich die auf



Textfig. 2a. Textfig. 2b.

Textfig. 2a. *Blepharisma undulans.* Breßlauverfahren, rechte Seite. Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

Textfig. 2b. *Blepharisma undulans.* Breßlauverfahren, linke Seite. Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

die Pellicula folgende Schicht als alveoläre ansprechen. Bütschli tut das auch und verlegt den Sitz des roten Farbstoffes (Zoopurpurin, Arcichorsky 1905) dorthin, aber die eigentümliche regelmäßige Wabenstruktur, die die Unterscheidung vom Cortikalplasma notwendig machte, besitzt diese Zone fast nie. Die wichtigste Struktur der Pellicula ist das Wimperkleid, das in regelmäßigen Reihen an-

Digitized by Google

geordnet den Körper bedeckt. Diese Reihen, die Zwischenstreifen, sind Rinnen, die mit breiteren Erhebungen, den Rippenstreifen abwechseln. Den Verlauf der Zwischenstreifen geben Textfig. 2a und 2b wieder, die nach Opalblau-Phloxin-Rhodaminpräparaten nach BRESSLAU hergestellt sind. Von ihnen stellt 2a eine rechte Seite des Infusors dar: Hier verlaufen die Reihen ungestört von hinten nach vorn in steiler Spirale und zwar im Sinne des Uhrzeigers, wenn man auf den Apikalpol blickt. Dieselbe Seite wird auch durch Taf. 11 Fig. 13 wiedergegeben. Auf der linken Seite laufen fast alle Reihen auf das Peristom zu, im Winkel von 45—50° zum Peristomrande (Fig. 2b). Bei den enormen Größenunterschieden in einer Population taucht die Frage auf, ob die Zahl der Wimperreihen konstant ist oder mit der Größe sich ändert. Eine Reihe von Zählungen von BRESSLAU-Präparaten möchte ich zum Nachweis mitteilen.

Aus der Tabelle geht hervor, daß die großen (fettgedruckten) Formen nur wenig mehr Reihen besitzen als die kleinen. Der Grund für die höheren Werte ist in der Tatsache zu sehen, daß die großen also auch dicken Exemplare stärker gepreßt werden, um auf die Schichtdicke dieser Trockenpräparate zu kommen. Davon abgesehen ist die Zahl der Wimperreihen konstant und beträgt auf beiden Seiten zusammen etwa 38.

Länge : Breite	Anzahl der Reihen	Länge : Breite	Anzahl der Reihen	Länge : Breite	Anzahl der Reihen (in größter Breite
18:10	17	**20:10**	**20**	17: 9	20
15: 7	21	**18:10**	**20**	17:10	22
12: 4	16	18: 7	18	16:7,5	19
15: 7	17	15:10	19	12: 5	16
13: 4	18	**19: 9**	**21**	10: 5	18
18: 9	**23**	18: 7	17	10: 4	17
18: 6	**21**	21:10	20	**22:10**	**23**

Mittelwert 16:7,6 = 19 Reihen auf einer Seite.

Zum gleichen Resultat der Wimperreihenkonstanz kam kürzlich BRESSLAU (1922) und konnte auf Grund dieses Ergebnisses mehrere *Colpoda*-Arten voneinander trennen.

Die genauere Betrachtung der Pellicula läßt erkennen, daß die Cilien ziemlich gleichmäßig in Reihen stehen, unter denen die Myoneme als dunkle Linien verlaufend sichtbar sind (Taf. 10 Fig. 2). Der Zwischenraum, die Rippenstreifen, sind frei von Cilien. Sie sind

Digitized by Google

aber besetzt mit schwarzen Punkten, die im BRESSLAU-Präparat tiefschwarz erscheinen, und auf Rippen- und Zwischenstreifen verteilt sind. In Tafel 10 Fig. 2 ragen einige schwarze Stäbchen über die Pellicula heraus, es sind halb ausgestoßene Trichocysten und beweisen den Zusammenhang zwischen Punkten und Trichocysten. Andererseits erinnert das Bild der Pellicula an die ganz ähnliche Struktur dieser Schicht bei *Stentor coeruleus.* Bei diesem Infusor enthalten die Körnchen den blauen Farbstoff (MAIER 1902), der bei Reizung als Hülle abgeworfen wird, wie ich nachweisen konnte. Eine solche farbige Hülle besitzt *Blepharisma* nicht, wohl aber kann es plötzlich farblos werden. Nun sind die Trichocysten im Leben nicht sichtbar, werden aber tiefschwarz, wenn *Blepharisma* Osmiumsäuredämpfen ausgesetzt wird (Tafel 11 Fig. 14). Daraus ist zu schließen, daß Farbstoff, schwarze Punkte der BRESSLAU-Präparate und Trichocystengebilde gleichen Ursprungs sind. Der Farbstoff kann in Trichocystenform ausgestoßen werden. Das sind die schwarzen Punkte, die auch im Leben als dunkle Granulationen der Pellicula sichtbar sind. Als weiteren Beleg für die Identität der Trichocysten und der Granula sei auf Tafelfig. 3 verwiesen. Sie stellt einen Querschnitt der Pellicula dar, nahezu senkrecht zum Verlauf der Cilienreihen. In den Rippenstreifen sitzen im Ectoplasma schwarze Zapfen (Brombeize, HEIDENHAINS Hämatoxylin nach KHAINSKY 1911), sicherlich sind sie mit den Granula identisch.

Die einzelne Trichocyste (Taf. 10 Fig. 4) ist schwertförmig. An den Enden läuft sie spitz zu, in der Mitte ist sie breiter. Kurz vor dem einen Ende ist eine kugelförmige Anschwellung sichtbar. Außerdem ist die Trichocyste in einer Richtung abgeflacht, so daß das ganze Gebilde mit Recht mit einem Schwert verglichen werden kann.

Im Gegensatz zu diesen tiefschwarz gefärbten Differenzierungen nehmen die Cilien einen blaßrötlichen Ton im BRESSLAU-Präparat an. Ihre Länge ist recht erheblich und übertrifft den Abstand zweier Zwischenstreifen, denn während dieser 4,8 μ mißt, beträgt die Wimperlänge an derselben Stelle ca. 11 μ. Nach Tafel 10 Fig. 3 besteht eine enge Plasmaverbindung zwischen den Myonemen und den tieferen Schichten des Ectoplasmas, eine Verbindung, die vermutlich für die Reizleitung von Wichtigkeit ist.

Einer eingehenden Beschreibung bedarf der recht komplizierte Mundapparat. Es war schon oben erwähnt worden, daß die ganze Anlage etwas auf die linke Körperseite verschoben ist. Sie liegt in der Form eines stark gestreckten Ovals an der Vorderseite des

Digitized by Google

Tieres (Taf. 10 Fig. 1), in diese etwas eingesenkt, derart, daß kurz vor dem unteren Ende der tiefste Punkt liegt, von dem aus der Cytopharynx ins Innere führt. Dieses Feld, das nicht ganz bis zur Mitte des Tieres reicht, wird auf der linken Seite von einer adoralen Wimperzone begrenzt, die am apikalen Ende beginnt und zuletzt mit einer Rechtsspirale bis in den Cytopharynx verläuft und nach etwa einer Windung endigt (Taf. 10 Fig. 6 u. Taf. 11 Fig. 7). Calkins, der den Wimperapparat ebenfalls beschreibt, spricht von Membranellen, die diese Zone zusammensetzen sollen. Er hat sich aber sicherlich durch die gleichmäßigen Wellen, die über das Organ hingehen, täuschen lassen. Sie können den Anschein von Membranellen erwecken. Unter starker Vergrößerung läßt sich zweifelsfrei feststellen, daß einzelne Wimpern tief ins Cortikalplasma eingesenkt sind.

Dieser intensiv arbeitende Wimperapparat wird ergänzt durch eine undulierende Membran, die auf der rechten Seite des Peristomfeldes verläuft. Sie beginnt erst auf der Mitte des Feldes, verbreitert sich plötzlich sehr stark und senkt sich ebenfalls in den Cytopharynx ein, indem sie mit einigen Korkzieherspiralen endigt (Taf. 11 Fig. 7). Durch diese beiden Apparate wird in der unteren Peristomhälfte eine tiefe Rinne geschaffen, in der die Nahrung zum Pharynx wandert. Man muß annehmen, daß beide Plasmadifferenzierungen einander zugeordnet sind. Die morphologische Grundlage dieser Zuordnung scheint in Taf. 11 Fig. 9 sichtbar zu sein. Dort sieht man eine festere Brücke von Plasma vom Fuße der Membran zum Fußpunkte des Wimperapparates verlaufen.

Über den feineren Bau des Wimperapparates ist zu bemerken, daß die einzelnen Wimpern tief in das Ectoplasma eingesenkt sind und mit einer Anschwellung endigen, Basalkörperchen, wie sie für zahlreiche Infusorien beschrieben wurden (Taf. 10 Fig. 5 u. 6) (Maier 1902). Die einzelnen Cilien sind ca. 18 μ lang und sind fast bis zu einem Drittel ihrer Länge in das Plasma versenkt. An den Stellen, wo sie die äußerste Ectoplasmaschicht durchbrechen, entstehen seichte Mulden und zwischen zwei Cilien treten infolgedessen Vorwölbungen auf, die Hohlräume in sich bergen (Taf. 10 Tig. 5). An dieser Stelle ist der alveoläre Bau der ectoplasmatischen Grenzschicht deutlich. Der feinere Bau der undulierenden Membran tut sich in einer zarten Querstreifung kund (Taf. 10 Fig. 1), die die Ableitung von Wimperreihen nahelegt. Der freie Rand der Membran ist faltig und locker (Taf. 11 Fig. 8). Ihre Lage und Ausdehnung ist für die Systematik der *Blepharisma*-Arten

Digitized by Google

von großer Bedeutung. Für unsere Art läßt sich darüber sagen, daß die Membran apikalwärts bis zur Hälfte des Peristoms sich erstreckt. Ihre Breite ist in der Mitte am größten, in apikaler Richtung verjüngt sie sich plötzlicher als in analer, wo sie im Cytopharynx endigt. Dieser ganze Mundapparat ist befähigt, große Nahrungsmengen in den Schlund zu transportieren, die das Tier infolge seiner lebhaften Stoffwechselvorgänge benötigt. Nach meinen Beobachtungen wird wahllos alles Erreichbare aufgenommen, so z. B. Rädertiere, die unbehelligt nach kurzer Zeit das Infusor durch die Cytopyge wieder verlassen, so aber auch kleinere Artgenossen, die verdaut werden bis auf den roten Farbstoff, der den arteignen Verdauungsflüssigkeiten trotzt. Die Nahrung wird in den trichterförmigen Pharynx (Taf. 10 Fig. 1 u. Taf. 11 Fig. 13) gestopft und von Zeit zu Zeit tritt sie von einer Vakuole umgeben in das Entoplasma über. Hier sei berichtet, daß Penard (1922) Beobachtungen an *Blepharisma* veröffentlicht hat, die eine Nahrungsauswahl wahrscheinlich machen sollen. Wie schon gesagt, konnte von mir nur Gegenteiliges beobachtet werden, und die Mitteilungen Penards lassen den Schluß zu, daß andere Momente, wie vorübergehende Aufnahmeunfähigkeit, eine Rolle bei den von ihm geschilderten Vorgängen spielen.

Wir betrachteten bisher die Teile des *Blepharisma*-Körpers, an deren Aufbau die Pellicula wesentlichen Anteil hat. Es bleibt also noch übrig, der anderen Schichten des Ectoplasmas zu gedenken. Wenn wir die Trennung in Alveolär- und Cortikalplasma bei *Blepharisma* nicht durchführen können, müssen wir das Zoopurpurin und die Trichocysten im Cortikalplasma eingelagert annehmen.

Außerdem ist von der Cortikalschicht mit ihrem besonders dichten Plasma nur zu bemerken, daß sie vakuolenfrei ist. Dagegen beteiligt sie sich am Aufbau von zwei Organellen, der kontraktilen Vakuole und des Zellafters.

Bütschli (1887—1889) sagt bei der Beschreibung von *Blepharisma lateritium*: „eine etwas eigentümliche kontraktile Vacuole terminal". Er findet sie wohl eigentümlich, weil keinerlei Zuführungskanäle zu beobachten sind. Neben der Vacuole lagern kleine Bläschen in ganz unregelmäßiger Anordnung, die ihren Inhalt an die Hauptvakuole abgeben. Der Rhythmus der Hauptvakuole ist konstant. Bemerkenswert ist, daß ihre Eigenform erst in der zweiten Hälfte der Diastole sichtbar wird. Zwar ist auch zuerst ein größeres Bläschen vorhanden, aber nur wenig von dem entoplasmatischen Maschennetz zu unterscheiden, das unregelmäßige Umrisse hat. Mit zunehmender Füllung tritt die Kontur schärfer

Digitized by Google

hervor und nimmt Kreisform an. Die kontraktile Vakuole ragt dann weit in das Entoplasma hinein. In diesem späteren Stadium der Diastole übt sie auch eine formende Wirkung auf das Hinterende des Tieres aus: In der Systole hat der Analpol eine spitz zulaufende, nur am Ende abgerundete Form, dagegen ist er in der Diastole breiter, kann sogar bei Hungerformen sehr breit werden, wenn die kontraktile Vakuole infolge mangelhaften Binnendrucks sich immer mehr vergrößert ohne sich zu entleeren (Textfig. 1 i). So betont PENARD in seiner Charakteristik von *Bl. persicinum* diesen Wechsel in der Form des Hinterendes mit den Worten: „L'extrémité posterieure est tantôt arrondie et tantôt légèrement acuminée".

Der Rhythmus der Vakuole ist von mehreren Faktoren abhängig. Versuche zu seiner Bestimmung wurden bei 15° unter dem Deckglas angestellt. Das Zeitintervall schwankte dabei zwischen 1,5 und 2,25 Minuten, betrug aber gewöhnlich 1,5 Minuten. Unter sehr starkem Druck verkürzte sich das Intervall auf 30 Sekunden, aber dabei traten schon Absterbeerscheinungen auf: Länger solchem Druck ausgesetzt, zerflossen die Tiere. Das Gegenteil ist bei Hungerkulturen der Fall. Der herabgesetzte Binnendruck verhindert die Entleerung der Vakuole, die allmählich einen bedeutenden Teil des Körpers einnimmt. Der Vakuolenrhythmus ist also abhängig von einer Anzahl Faktoren, von denen Temperatur, Außendruck, Binnendruck, Ernährungszustand genannt seien.

Die kontraktile Vakuole entleert sich durch den After und damit komme ich zur Besprechung des letzten ectoplasmatischen Organells. Bei den meisten Infusorien wird nur von Zeit zu Zeit eine Cytopyge zur Entfernung unverdaulicher Stoffe gebildet, so z. B. bei *Paramaecium*. Hier haben wir es dagegen mit einer persistierenden Anlage zu tun. Sie liegt deutlich exzentrisch, und erstreckt sich in Form eines Rechtecks von Analpol auf der rechten Seite des Tieres ein Stück in apikaler Richtung (Taf. 10 Fig. 1 u. Taf. 11 Fig. 11). An dieser Stelle fehlen alle ectoplasmatischen Schichten bis auf eine dünne Lamelle von Cortikalplasma. Deshalb ist der Zellafter, ungefärbt, an dem rötlichen Tiere sehr deutlich sichtbar. Seine Ausmaße sind ebenfalls bis zu einem gewissen Grade vom Zustand der Vakuole abhängig, immer aber behält er seine länglich-abgerundet-rechteckige Form.

c) Entoplasma.

Die Struktur des Entoplasmas ist nach BÜTSCHLI gleich der von *Stentor* und *Condylostoma* extrem grobmaschig. Zwischen großen

Digitized by Google

Lücken spannen sich feine Äste, und dichtere Plasmakomplexe sind selten. Diese Struktur wird im oberen Teile des Körpers meist verdeckt durch eine tiefrote Färbung, die in der analen Hälfte durch die Nahrungsvakuolen lichter erscheint. Diese Vakuolen beschreiben nämlich einen Weg nur durch die untere Hälfte und verändern deren Form oft weitgehend, verdrängen ebenso aber das Plasma sehr stark. Einen Schnitt durch ein derartiges Entoplasma stellt Tafel 11 Fig. 10 dar. Fast der ganze Raum ist von Vakuolen erfüllt, die natürlich dauernd Ort und Gestalt wechseln. Über die vermutlichen physiologischen Zustandsänderungen als Ursache der wechselnden Plasmavakuolisierung soll im zweiten Teile gehandelt werden.

d) Die Kerne.

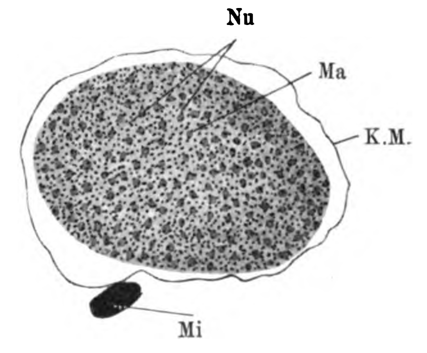
In dieses Entoplasma sind die Kerne, der Macronucleus und die zahlreichen Micronuclei eingelagert. Die Großkernform muß als das wichtigste Artunterscheidungsmerkmal unserer Gattung angesehen werden. Um so merkwürdiger ist es, daß keiner der Autoren nach Stein den so charakteristischen hantelförmigen Kern von *undulans* erwähnt. Bütschli spricht bloß einmal von einem zweiteiligen Kern und Penard erwähnt wohl kompakte und Rosenkranzkerne, aber nie den hantelförmigen. Calkins kommt in seiner Arbeit zu irrigen Schlüssen über die Kerne, denn nach seinen Abbildungen muß man annehmen, daß ihm eine *Blepharisma*-Art mit langgestreckten Kern vorgelegen hat, nur hielt er den kompakten Teilungskern für den Ruhekern, den gestreckten für ein Teilungsstadium. Calkins' Beobachtungen sind erklärlich aus der Tatsache, daß er stark geschädigtes Zuchtmaterial benutzte, wie aus Text und Abbildungen hervorgeht. Das Resultat seiner Beobachtungen ist denn auch, daß er *undulans* und *lateritium* für dieselbe Art ansieht.

Der Großkern unserer *Blepharisma*-Art ist mehr oder weniger gestreckt hantelförmig, unter normalen Bedingungen mit ganz glatten Konturen. Seine vordere Anschwellung liegt gegenüber der Mitte des Peristoms, die hintere mitten im verdauenden Körperabschnitt. Abweichungen von dieser Normalform werden wir im physiologischen Teil kennen lernen. Eine Kernmembran umgibt den Kern, sie erscheint im Präparat heller und ihr liegen die Kleinkerne eng an. Die Großkernstruktur (Taf. 11 Fig. 12) ist engmaschig alveolär, zahlreiche Nucleolen sind in diesem Netz verteilt. Wir haben also einen normalen Infusorienkern vom Typus der massigen Kerne vor uns. Der abgebildete Längsschnitt zeigt Spuren von Schädigung oder Anfänge von Formwechselvorgängen. Unbedingt sichergestellt

Digitized by Google

ist die Tatsache der Hantelform als der definitiven (Taf. 10 Fig. 1), nicht eines Teilungsstadiums, wie aus Untersuchungen über Encystierung und Conjugation hervorgeht.

Die sehr kleinen Micronuclei machen einwandfreier Beobachtung große Schwierigkeiten. Der einzige, der sich genauer mit ihnen befaßt hat, ist Calkins. Er schreibt darüber, sie (die Micronuclei) seien eng verbunden mit dem Macronucleus und in den Ruhephasen der Zellen sind sie nicht festgestellt worden. Während der Teilung erscheinen sie als sehr kleine und tief gefärbte Körper, die sich in der Kernmembran des Macronucleus teilen. Ich möchte an dieser Stelle daran erinnern, daß Calkins vermutlich Teilungskern und Ruhekern verwechselte. Nur dann könnte ich seine Beobachtung bestätigen und sie würde mit den allgemeinen Befunden über Färbbarkeit der Micronuclei bei Teilung übereinstimmen. Am normalen Macronucleus sind die Kleinkerne verteilt und zwar in wechselnder Anzahl. Am häufigsten zählt man 6—8, davon einige als Doppelkerne. Sie sind fast immer leidlich gut sichtbar, bei der geringsten Schädigung des Großkerns rücken sie von diesem etwas ab und sind nun besonders gut zu beobachten. Der einzelne Micronucleus ist im Totalpräparat ein scharf gefärbtes, stark lichtbrechendes Gebilde, von einem lichten Hof umgeben. Zu Beginn der Teilung und bei Einleitung anderer Formwechselvorgänge quillt er beträchtlich auf. Wahrscheinlich ist dies der Zeitpunkt für seine Teilung, die aber nicht bei allen Individuen einer Garnitur gleichzeitig eintritt. Daraus resultiert die wechselnde Zahl von Kleinkernen bei den einzelnen Tieren. In Totalpräparaten sind die Micronuclei zur Zeit des kompakten Teilungskerns nicht sichtbar, entsprechend den Befunden bei *Stentor coeruleus.* Ihr Aussehen am kompakten Großkern gibt Textfig. 4 wieder, ein Schnitt durch dieses Stadium. Die Veränderungen der Kleinkerne bei der Conjugation sind ganz ähnlich denen bei Schädigung und Teilung und sollen zusammen mit den morphologischen Veränderungen des gesamten Kernmaterials bei Conjugation besprochen werden.



Textfig. 4.
Micronuclei am kompakten Teilungskern.
Heidenhain's Hämatoxylin, 10 μ.
Comp. Oc. 8, 1/12 Ölimmers.

Digitized by Google

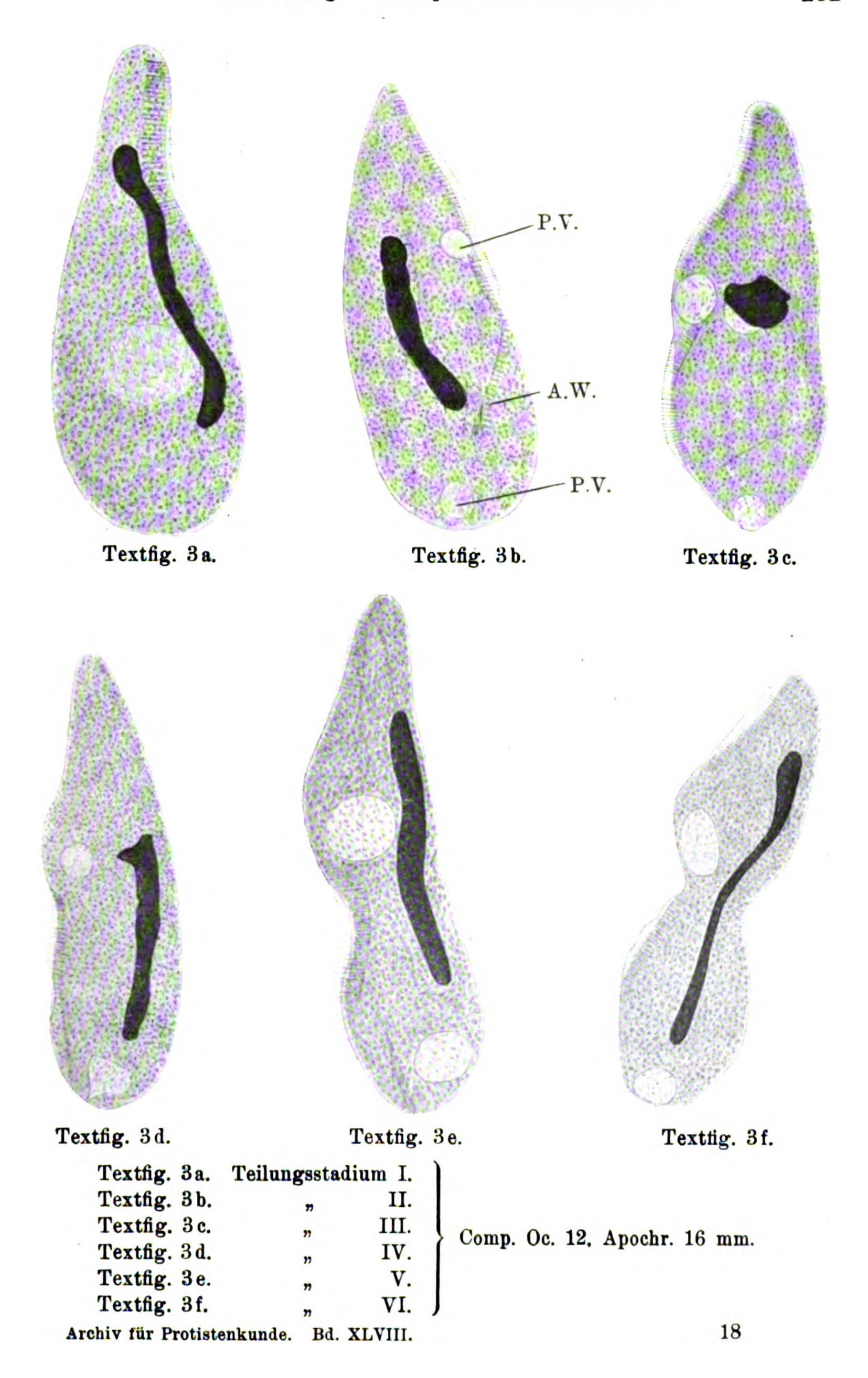
e) Die Teilung (Textfig. 3a bis f).

Der Teilungsvorgang verläuft bei *Blepharisma* durchaus analog diesem Geschehen bei anderen Heterotrichen, Verhältnisse, die z. B. von Johnson (1893) für *Stentor coeruleus* genauer beschrieben wurden. Ich könnte mich also bei ihrer Schilderung kurz fassen, wenn nicht Calkins ausführlich darüber gehandelt hätte und seine Beobachtungen nicht in vielen Punkten in schroffem Gegensatz zu den meinigen ständen. Diese Richtigstellung zwingt mich zu eingehender Darstellung.

Teilungsvorgänge bei *Blepharisma* kann man in gewisser Weise als einen Indikator normaler Bedingungen ansehen. Daraus erklärt sich die große Unregelmäßigkeit der Rate, die von Futtermenge, Temperatur und anderen Außenfaktoren abhängt. So kann die Angabe einer bestimmten Teilungsrate nur unter gleichzeitiger Bezeichnung der Bedingungen Wert haben. Zu diesem Schluß ist auch Calkins gekommen, der die normale Rate zu 24 Stunden, die Schwankungsgrenzen mit 8 Stunden und 5 Tagen ansetzt.

Ein erstes Anzeichen der Teilung ist die Verlängerung der mittleren Partie unseres Infusors. An der Ventralseite kann sich dabei eine ganz seichte Mulde bilden (Textfig. 3a). Der Kern verliert seine straffe Kontur und als regelmäßige Begleiterscheinung quellen die Micronuclei und heben sich etwas von der Kernmembran ab. Als nächste Veränderung ist das Auftreten einer Vacuole direkt unter dem analen Ende des Peristoms zu bemerken. Gleichzeitig treten in der hinteren Hälfte aus der Pellicula die Cilien einer neuen adoralen Zone hervor. Sie beginnen hart an der neuentstandenen Vacuole und erstrecken sich etwa über zwei Drittel der analen Körperhälfte. Der Macronucleus wird gleichmäßig dick und beginnt zusammenzusinken, die Mulde an der Ventralseite wird deutlicher (Textfig. 3b). Die weitere Entwicklung verläuft in der eingeschlagenen Richtung: Der Großkern wird kompakt, während die Micronuclei in diesem Stadium die Karminfarben nicht annehmen, also in Totalpräparaten unsichtbar sind. Es nimmt sowohl die Vakuole als auch die Wimperreihe an Größe zu und die Furche vertieft sich weiter (Textfig. 3c). Jetzt beginnt gleichzeitig mit neuer Streckung des Großkerns eine bedeutende Verlängerung des ganzen Tieres. Von diesem Zeitpunkt an sind deutlich zwei Individuen von halber Größe zu unterscheiden, die durch eine sichtbare Querfurche getrennt sind. Der Micronucleus hat noch nahezu Wurstform (Textfig. 3d). Diese Entwicklung schreitet weiter fort (Textfig. 3e) und führt schließlich zu zwei Individuen, die beinahe

Digitized by Google



Textfig. 3a. Textfig. 3b. Textfig. 3c.

Textfig. 3d. Textfig. 3e. Textfig. 3f.

Textfig. 3a.	Teilungsstadium	I.	Comp. Oc. 12, Apochr. 16 mm.
Textfig. 3b.	"	II.	
Textfig. 3c.	"	III.	
Textfig. 3d.	"	IV.	
Textfig. 3e.	"	V.	
Textfig. 3f.	"	VI.	

Digitized by Google

selbständig sind. Die Durchschnürung ist fast vollendet, das Peristom des Hintertieres ist fertig ausgebildet und eine undulierende Membran tritt auf, der Kern hat die Hantelform angenommmen (Textfig. 3f). Es fehlt nur, daß nach seiner Durchtrennung an den neugebildeten Enden die Verdickungen entstehen.

Dazu sei bemerkt: der Ablauf dieses Vorgangs ist natürlich durch die verschiedensten Faktoren bedingt, nur nicht von der während dieser Zeit zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge abhängig. Während der Teilung nämlich wird keine Nahrung aufgenommen. Infolgedessen schwinden die Nahrungsvacuolen und das Plasma wird homogen. Eine genauere Beobachtung lebenden Materials ergab, daß auch die alte adorale Wimperzone sowie die undulierende Membran eingeschmolzen werden. Beide werden gemeinsam mit dem neuen Peristom aufgebaut, den neuen Größenverhältnissen entsprechend. Wahrscheinlich ist der Mund in der Zwischenzeit geschlossen und bricht sodann wieder auf.

Wo liegen nun die Differenzpunkte mit der Darstellung von CALKINS? Da ist in erster Linie die Behauptung zu nennen, daß die Micronuclei bei Teilung besser sichtbar sind, als in der Ruhe. CALKINS bildet nun einen offenbar kompakten Teilungskern als Ruhekern (s. seine Fig. 1) und einen geschädigten Ruhekern (seine Fig. 2) als Teilungskern ab, und bei letzterem sind die Micronuclei deutlich sichtbar. Diese Erklärung würde die Unstimmigkeit lösen.

Die zahlreichen Übergangsformen der Großkerne, die CALKINS vorgelegen haben, lassen auf ungünstig gehaltenes Material schließen. Sonst ist es nicht erklärlich, wie einem Infusor mit so ausgeprägter Kernform eine so unbestimmte Gestalt des Großkerns zugeschrieben werden kann. Auch die Beobachtung mehrerer Kerne, die aus einem einzigen nach Teilung entstehen, läßt auf schädliche Einflüsse schließen, wie sie auch in meinem Material auftraten.

Und wie soll man schließlich den Bericht des amerikanischen Forschers deuten, von einem Kern in Teilung in einem großen Individuum, das sich nicht teilte? Man ist versucht zu glauben, daß hier ein normales *undulans*-Individuum vorgelegen hat. Diese Unsicherheit in der Beurteilung der definitiven Kernform führt CALKINS zu der Annahme, daß *undulans* und *lateritium* der gleichen Art angehören, eine Entscheidung, die er wohl kaum gefällt hätte, wenn es ihm gelungen wäre, seine Art als Klon zu züchten.

Digitized by Google

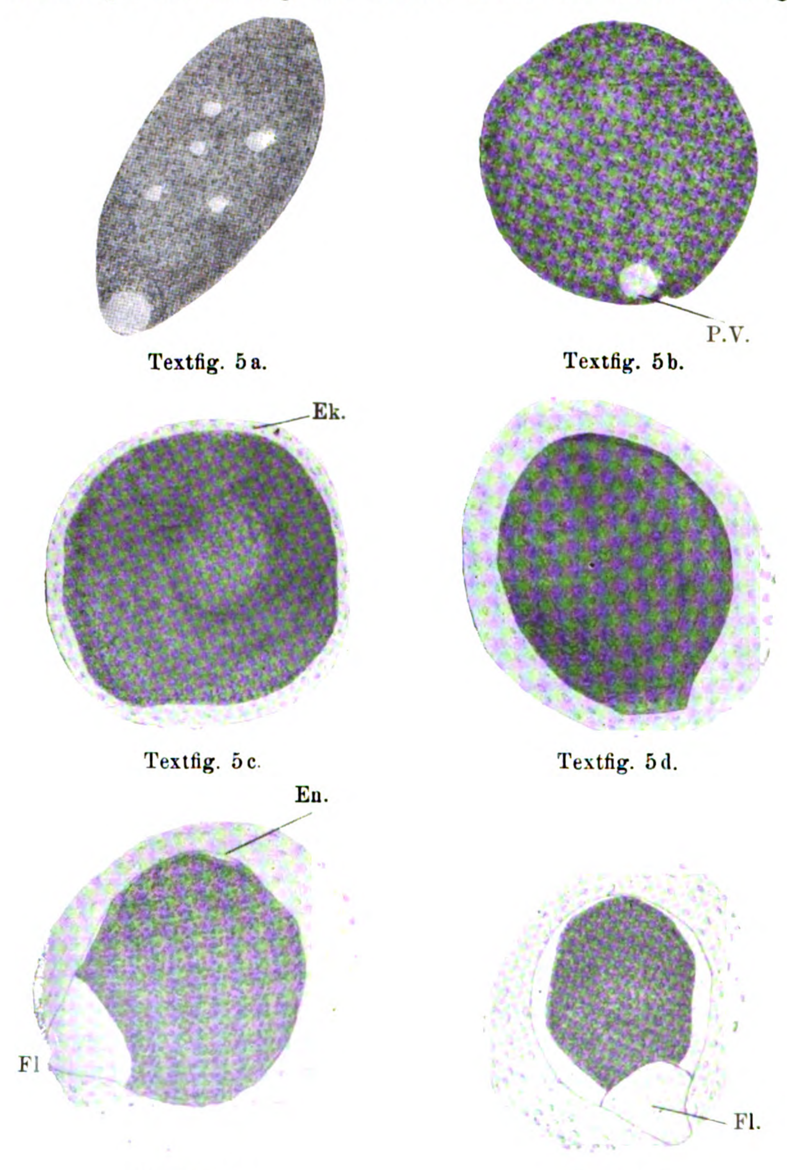
f) Die Encystierung (Textfig. 5, 6, 7, Taf. 12 Fig. 15a u. b).

Es ist zwar schon oft über Protozoencysten geschrieben worden, aber noch kein Beobachter hat bisher eine lückenlose Darstellung der Cystenbildung gegeben, weil dieser Vorgang einer experimentellen Prüfung bisher noch nicht zugängig war. Das Gleiche gilt natürlich von den Ursachen der Cystenbildung. Man mußte sich bisher mit allgemeinen Vermutungen zufrieden geben. In einer vorläufigen Mitteilung habe ich einiges über die Encystierung von *Blepharisma* mitgeteilt und möchte nun an dieser Stelle eine genaue Darstellung des tatsächlichen Ablaufs dieses Formwechsels geben. Seine Ursachen und Bedeutung werden im II. Teile der Arbeit geschildert.

Der Beginn der Encystierung äußert sich in einer Größenreduktion, die aus dem birnförmigen einen mehr gleichmäßig ovalen Organismus macht. (Textfig. 5a). Das Plasma nimmt infolge der Verdichtung eine tiefere Farbe an, neben einigen Vakuolen im Entoplasma ist die kontraktile Vakuole vorhanden. Von diesem ersten Stadium unterscheidet sich das zweite (Textfig. 5b) dadurch, daß jetzt der Organismus Kugelgestalt hat und Bewegungen um seinen Mittelpunkt ausführt. Die Pupurfarbe ist noch satter geworden, das Plasma ist frei von größeren Vakuolen. Nur das Exkretionsorgan ist noch sichtbar und bedeutet den letzten Rest von Polarität in einem im übrigen kugeligen Körper. Das nächste Stadium (Textfig. 5c) ist charakterisiert durch das Auftreten der Ectocyste (Ek.), vorerst noch von geringer Dicke. Auch jetzt behält der Organismus noch seine rote Farbe bei. Von diesem Stadium ab führt er nur noch ganz schwache oder gar keine Drehbewegungen aus. Da Textfig. 5 als optischer Schnitt gedacht ist, erstreckt sich die Struktur der Ectocyste tatsächlich über das ganze Tier. Ich halte diese stärker lichtbrechenden Körper in der Ectocyste (s. auch Taf. 12 Fig. 15b) für gequollene Cilien, die der äußeren Kontur der früheren Pellicula aufliegen. Im Verlaufe dieses Stadiums nimmt die Ectocyste an Dicke allmählich zu, so daß es schwer halten würde, eine neue Etappe in dem Cystenbildungsprozeß zu erkennen, käme nicht ein anderer Vorgang zu Hilfe: Das Schwinden der Farbe. Vermutlich wird sie ausgestosen und Neubildung unterbleibt infolge Fehlens von Stoffwechselvorgängen. Vom Stadium IV ab (Textfig. 5d) wird also aus dem purpurroten ein schmutzig grün-gelber Körper. Gleichzeitig wird die Polarität durch Auftreten einer Flüssigkeitsvakuole deutlicher. Man muß sich fragen, wss an diesem Punkte in der Cyste vorgegangen ist. Wir wissen durch die Hüllenbildungs-

Digitized by Google

versuche BRESSLAU's (1921), daß diese Hüllen in zwei Raten ausgestoßen werden und ich konnte für *Stentor* nachweisen, daß nach zweimaliger Ausstoßung der blauen Hülle das Infusor die gelbe



Textfig. 5a—f. Cystenbildung nach lebendem Material. Stadium I—VI. Etwa 350fach vergrößert. Comp. Oc. 4, Obj. 7.

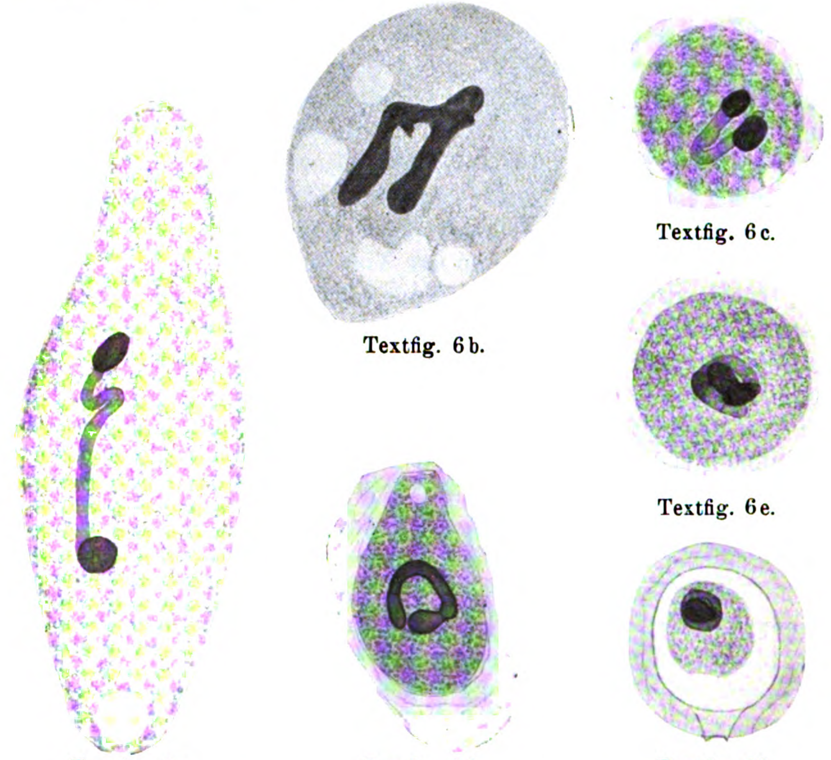
Digitized by Google

Grundfarbe zeigt und Kugelgestalt annimmt. Analog diesen Vorgängen scheint es berechtigt anzunehmen, daß auch bei der Cystenbildung zwei Schritte unterschieden werden müssen. Der erste erfolgt kontinuierlich nach und nach (Ectocyste), der zweite geht plötzlich vor sich. Mit ihm verliert das Infusor nicht nur seine ursprüngliche Farbe, sondern an dem einen Pole wird auch noch eine Flüssigkeitsvakuole sichtbar (Stadium V, Textfig. 5e Fl.), die wie ein Pfropf in der Ectocyste sitzt. Es ist wahrscheinlich die letzte Flüssigkeit, die vor dem zweiten Schritt (Entocyste) (En.) ausgestoßen wird und nun zwischen beide Schichten eingekeilt ist. Häufig ist an dieser Stelle die Ectocyste sehr dünn, und es ist nicht zweifelhaft, daß hier die Cyste platzt, wenn das Tier ausschlüpfen will (Tafel 12 Fig. 15b, Textfig. 7). Dieses Stadium bezeichnet sehr oft einen Endzustand, und in dieser Form werden die meisten Cysten in flüssigem Medium angetroffen (Tafel 12 Fig. 15 a und b). Liegen die Cysten etwas trocken, so kann man noch ein sechstes Stadium beobachten. Bei ihm vergrößert sich der Raum zwischen Ecto- und Entocyste bedeutend, das lebende Plasma hat sich also noch mehr kondensiert. Der lichte Pfropf dagegen behält seine Form bei. Mit diesen sechs Stadien ist der Ablauf der Encystierung, soweit er das Plasma betrifft, beschrieben. Das weitere Interesse ist auf das Verhalten der Kerne gerichtet. Auch da läßt sich eine Stufenfolge von Veränderungen feststellen, die zwar auftreten *kann*, aber keineswegs immer den plasmatischen Vorgängen parallel läuft. Es muß hier schon besonders betont werden, daß *der Encystierungsreife des Plasmas nicht immer ein solcher Zustand des Kernes entspricht*. Das ist wichtig für die Deutung des ganzen Vorgangs.

Im Stadium I (Textfig. 6a) beobachten wir am Macronucleus eine Knickung, der erste Schritt zum Zusammenfallen des Bandes. Im Stadium II (Textfig. 6b) ist der Kern schon hufeisenförmig zusammengelegt. Seine Form ist dabei auch oft etwas verändert. Eine ähnliche Gestalt hat er im dritten Stadium (Textfig. 6c) und im vierten Stadium (Textfig. 6d) sehen wir den äußerst häufig auftretenden Siegelring. Auch ist eine Einschnürung am Kern zu bemerken, auf deren Bedeutung erst später eingegangen werden soll. Schließlich zeigen die Stadien V und VI (Textfig. 6e und f) einen völlig spiralig aufgewickelten Kern, der aber seine ursprüngliche Gestalt behielt. Die Veränderungen des Macronucleus sind derart, daß man annehmen muß, dieser Zellbestandteil spielt nur eine passive Rolle bei der Encystierung. Das Gleiche gilt nach meinen Beobachtungen für die Micronuclei. Sinkt der Großkern zusammen, so lösen

Digitized by Google

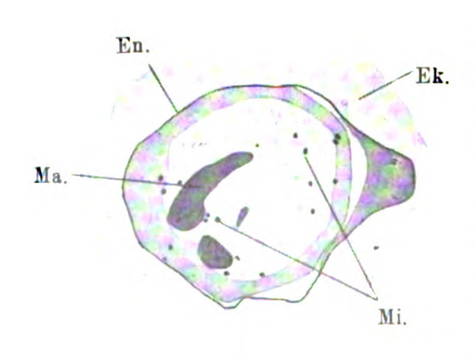
sie sich von ihm und liegen verstreut im Plasma (Textfig. 7). Sie zeigen also dasselbe Verhalten, wie bei allen Ereignissen, die nur sekundär die Geschlechtskerne berühren.



Textfig. 6a. Textfig. 6b. Textfig. 6c. Textfig. 6d. Textfig. 6e. Textfig. 6f.

Textfig. 6a—f. Stadien des Macronucleus während der Encystierung.

Es mag kurz besprochen werden, was frühere Untersucher an morphologischen Daten zur Kenntnis der Encystierung beisteuerten. CIENKOWSKI (1855) war der erste, der Encystierungsvorgänge auch bei *Blepharisma* beobachtete. Er drückt sich aber nur sehr all-



Textfig. 7.

Textfig. 7. Schnitt durch eine Cyste, mit frei im Plasma liegenden Micronuclei, HEIDENHAINS Hämatoxylin, 5 μ. Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

Digitized by Google

gemein über Dickenzunahme des Körpers, Verlangsamung der Bewegung, Verschwinden der Wimpern und Borsten aus und ebenso allgemein sind seine Abbildungen gehalten. BÜTSCHLI (1887—89) berichtet, daß bei dem Vorgang Pellicula und Alveolärschicht durch Wasseraufnahme sich verflüssigen und das Plasma gleichförmiger wird. Über das Verhalten der kontraktilen Vakuole ist er im Zweifel. Die Großkerne werden etwas verkürzt, unbekannt ist nach ihm das Schicksal der Micronuclei. An der Stelle, wo die kontraktile Vakuole liegt, bleibt die Membran dünn, weil das Exkretionsorgan noch funktioniert, während die Cystenbildung beginnt. Der Angabe FABRE-DOMERGUE's (1888) daß die Abscheidung der Hüllmembran von innen nach außen erfolgt, muß widersprochen werden: Die äußerste Schicht ist die ehemalige Pellicula und für die weiteren Schichten schafft der Organismus selbst Platz durch Plasmaverdichtung. Dagegen betont FABRE-DOMERGUE mit Recht, daß der Kern seine ursprüngliche Form behält. v. PROWAZEK (1904) hat die Encystierung von *Dileptus* behandelt, aber hier finden sich nur wenige Vergleichspunkte mit *Blepharisma.* In den letzten Jahren hat eine Arbeit von FERMOR (1913) über die Encystierung von *Stylonychia pustulata* viel Aufsehen erregt. Der Verfasser beobachtete periodisches Auftreten des Vorgangs und berichtet, daß die beiden Macronuclei verschmelzen, degenerieren und aus den beiden verschmolzenen Micronuclei neue Groß- und Kleinkerne gebildet werden. Leider hat der Verfasser seiner vorläufigen Mitteilung keine ausführliche Arbeit folgen lassen. Es scheint mir sehr zweifelhaft, ob diese Kernreorganisation mit dem eigentlichen Encystierungsvorgang noch etwas zu tun hat. Über den chemischen Aufbau der Cysten handelt eine größere Arbeit von GOODEY (1913), der zu dem Resultat kommt, daß Ecto- und Entocyste aus einem Kohlehydrat Cystose aufgebaut sind, die von einem Ferment, der Cystase, zu Beginn der Eccystierung gelöst werden. In neuster Zeit hat CALKINS (1916) mit dem Encystierungsvorgang bei *Didinium nasutum* sich befaßt. Entsprechend seiner Ansicht vom Lebenszyklus faßt er auch diesen Vorgang zyklisch auf. Da aber nach Encystierungsperioden Conjugationsepidemien auftreten, nimmt CALKINS an, daß durch jenen Vorgang Conjugation erst ermöglicht wird. Er kommt hier einer Deutung sehr nahe, die ich auf Grund meiner experimentellen Befunde dem Vorgang geben werde.

g) Die Conjugation.

Der Ablauf der Conjugation von *Blepharisma* ist bisher nur von BÜTSCHLI (1876) und CALKINS (1912) genauer beschrieben worden.

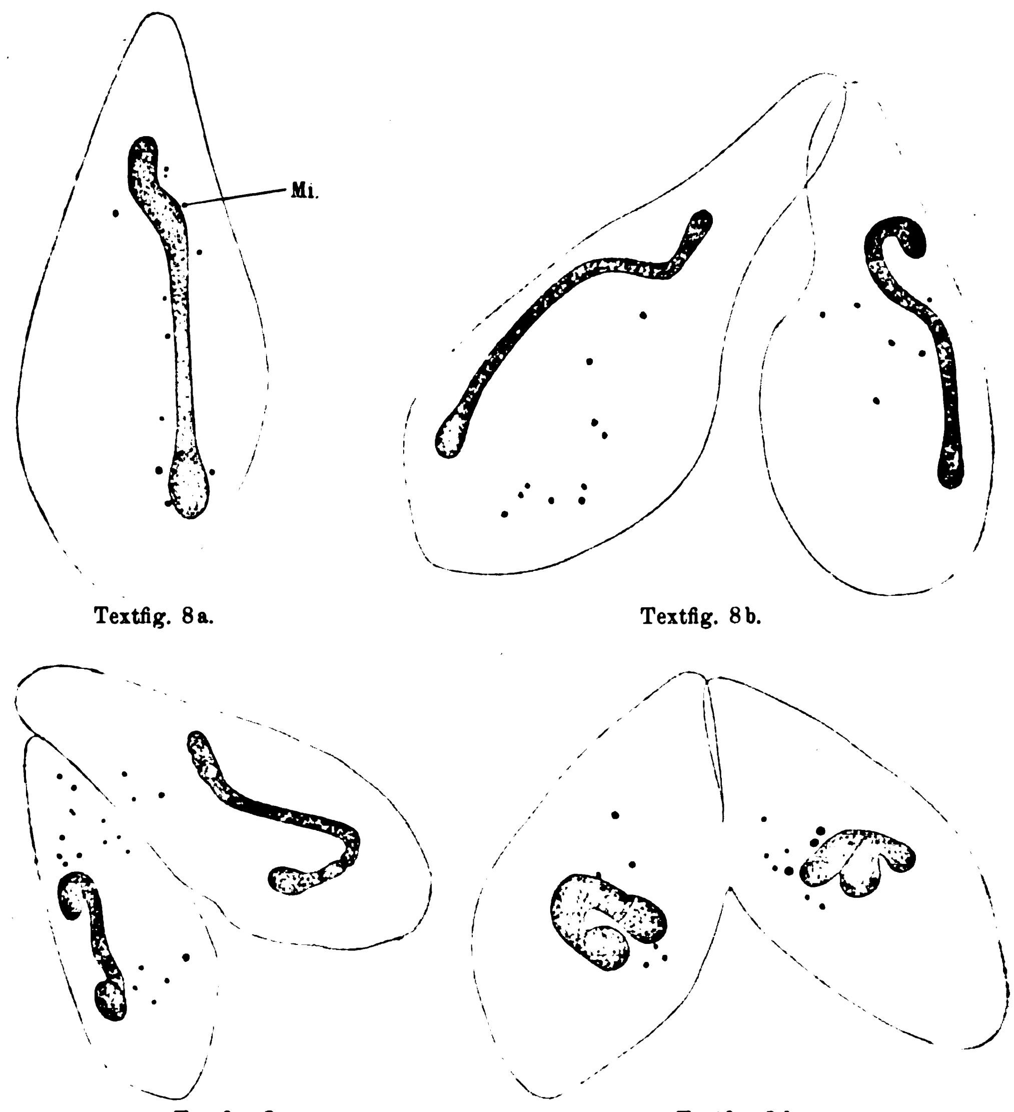
Digitized by Google

Bütschli's Exconjuganten starben am dritten Tage spätestens ab und auch Calkins konnte sie nicht weiter züchten und schloß daraus, daß dieses Absterben ein physiologischer Vorgang sei. Diese höchst unwahrscheinliche Annahme bestimmte mich den Conjugationsvorgang zu verfolgen und zwar nicht nach seiner cytologischen Seite, deren Schwierigkeiten eine eigene Untersuchung erfordern, sondern nach der biologischen Seite, um klarzustellen, welche Rolle neben den übrigen Formwechselvorgängen die Conjugation im Leben von *Blepharisma* spielt.

Mein Material stammt zum größten Teil aus Populationen, die im Zustand der Conjugationsreife in jeder Probe Conjuganten enthielten. Calkins macht einen Unterschied zwischen exogamer und pädogamer Conjugation. Meine Beobachtungen beider Arten ergaben übereinstimmende Vorgänge. Nach Calkins können sogar Geschwisterindividuen miteinander conjugieren. Das deutet darauf hin, daß keinerlei biochemische Differenzen fernerer Verwandtschaftsgrade bei der Conjugation eine Rolle spielen, sondern in der Hauptsache durch Außenbedingungen veränderte physiologische Zustände der Zellen diesen Vorgang veranlassen, wie ich später zeigen werde. Nur die Einzelheiten der Conjugation sollen näher besprochen werden, die ich abweichend von den früheren Beobachtern darstellen muß. Das Verhalten der Micronuclei bleibt ungeklärt bis zur Bildung der Großkernanlage. Wahrscheinlich werden die Geschlechtskernveränderungen ähnlich verlaufen, wie sie Mulsow (1913) bei *Stentor* beschrieb, dessen Darstellung auch noch manche Einzelheit ungeklärt lassen mußte. So muß ich mich auf Mitteilung einiger augenfälliger Veränderungen der Kleinkerne, die denen des Großkerns parallel laufen, beschränken. Immer sind es durchschnittlich sehr kleine Formen, die zur Conjugation übergehen. Das stellte auch Watters (1912) fest, die statistisch nachwies, daß Conjuganten durchschnittlich kürzer sind als Nichtconjuganten, daß sie weniger variieren als Nichtconjuganten und daß innerhalb der Conjuganten große mit großen und kleine mit kleinen conjugieren. Meine Exemplare hatten eine mittlere *Paramaecium*-Größe und ihre Form ähnelte einem Rhombus. Die beginnende Conjugation kündigt sich durch Veränderungen des Großkerns an, dessen Konturen faltig werden, gleichzeitig rücken die Kleinkerne von der Kernmembran ab und haben sich dann bereits geteilt (Textfig. 9). In diesem Zustand treten die Conjuganten zusammen (Textfig. 8a). Weiter fortgeschrittene Conjugationsstadien zeigen starkgeknickte Großkerne und Vermehrung der Kleinkerne, die sich im Plasma verteilt haben. Die Conjuganten

Digitized by Google

liegen in der ganzen Peristomlänge aneinander, eine Plasmabrücke konnte vor allem an der Stelle, wo die undulierende Membran ihre größte Breite zeigt, festgestellt werden (Textfig. 8b, c). Immer mehr



Textfig. 8a. Textfig. 8b.

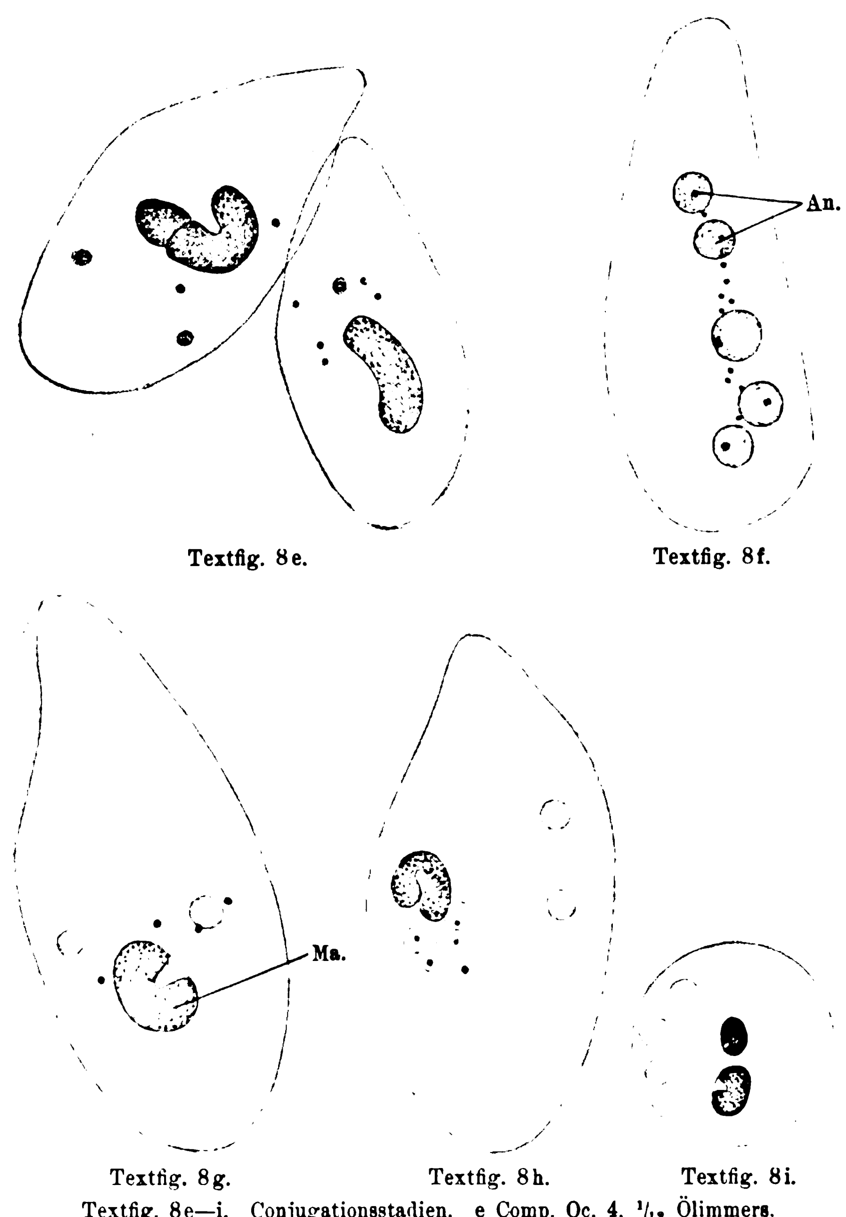
Textfig. 8c. Textfig. 8d.

Textfig. 8a—d. Conjugationsstadien. Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

falten sich die Macronuclei zusammen und es treten in ihnen Querspalten auf. Die Micronuclei sammeln sich in der Nähe der Plasma-

Digitized by Google

brücke. An ihnen wird mit Karminfärbung Auflockerung beobachtet, wahrscheinlich sind es Spindeln. Zu dieser Zeit müssen



Textfig. 8e. Textfig. 8f.

Textfig. 8g. Textfig. 8h. Textfig. 8i.

Textfig. 8e—i. Conjugationsstadien. e Comp. Oc. 4, $^1/_{12}$ Ölimmers. f Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm. g Comp. Oc. 4, $^1/_{12}$ Ölimmers. h u. i Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

Digitized by Google

die Kerne ausgetauscht werden, denn im nächsten Stadium, das den Großkern nahe dem Zerfall zeigt (Textfig. 8e), beobachten wir schon die jüngsten Anlagen der neuen Großkerne. Jetzt erfolgt die Trennung der Conjuganten. Die weitere Entwicklung ist durch Heranwachsen der Anlagen gekennzeichnet, denen die neuen Micronuclei sich anfügen, und sich durch Teilung vermehren (Textfig. 8f, g, h, i). Alle Autoren haben sich in erster Linie mit dem Schicksal der Macronucleusanlagen beschäftigt. STEIN hatte schon an Stelle des Nucleus im Exconjuganten zwei bis acht runde, homogene Körper beobachtet, was BÜTSCHLI (1876) für einen Irrtum hält und die Natur dieser Tiere als Exconjuganten bestreitet. BÜTSCHLI konnte die Weiterentwicklung (er beobachtete zwei Körper) nicht verfolgen, da seine Exconjuganten am 3. Tage abstarben. CALKINS hat nun die Beobachtung der älteren Autoren nachgeprüft, und fand, daß zu Beginn der Conjugation der Kern in einer cystenähnlichen Membran eingeschlossen ist. Ein „Kernspalt“ teilt die Masse in zwei verschiedene Teile. Nach meinen Befunden scheint es mir nicht sicher, ob CALKINS degenerierende Großkerne gesehen hat. Eine „doppelt-konturierte“ Kernmembran und eine Art Kernspalt sind in den Anlagen der Macronuclei besonders auffällig, wie das am besten Textfigur 8g zeigt.


Textfig. 9.

Textfig. 9. Macronucleus zu Beginn der Conjugation mit Micronuclei. Comp. Oc. 8. 1/12 Olimmers.

Im Gegensatz zu BÜTSCHLI und CALKINS habe ich die Exconjuganten weiter verfolgen können und möchte über die Neubildung des Großkerns aus den Anlagen berichten. Wir verließen vorher die Exconjuganten bei Bildung homogener Kugeln, die in wechselnder, häufig ungerader, Zahl beobachtet werden. Bei genauer Betrachtung enthalten diese Kugeln mehr oder minder zentral gelegene Körperchen. Daran ist noch die Abstammung dieser Gebilde von Kleinkernen zu erkennen (siehe KLIZKE 1916) und dadurch unterscheiden sie sich von fragmentierten Großkernstücken. Allmählich eilt eine dieser Kugeln in der Entwicklung den anderen voraus, wird größer, nimmt ovale Form an und ihr Chromatin ist grobkörnig verteilt in hellerer Grundmasse. Jetzt sieht man, daß im Innern der Kapsel die beiden Endkolben des Kerns sich ausbilden. Zwischen ihnen liegt das schmale Verbindungsstück. Das hier ausgesparte Stück des ovalen Körpers könnte vielleicht der Kernspalt sein, den CALKINS erwähnt.

Digitized by Google

In späteren Stadien ist die Membran geschwunden. Der noch gedrungen hantelförmige Kern liegt frei im Plasma. Daneben entweder noch ein zweiter (Textfig. 8 i) oder die übrigen undifferenzierten Kugeln (Textfig. 8 g, h), Ein kurzes Wachstum wird dem Großkern seine definitive Gestalt geben.

Während also diese Entwicklung klar und eindeutig ist, sind zwei Fragen sehr schwierig zu beantworten. Wie kommt es, daß so häufig ungerade Macronucleusanlagen vorhanden sind und welches ist ihr Schicksal? Die feineren cytologischen Vorgänge bei der Conjugation der Heterotrichen mit zahlreichen Micronuclei sind höchst verwickelt und Mulsow, der sie in letzter Zeit untersucht hat, mußte einige letzte Fragen bei *Stentor* unbeantwortet lassen. Er beobachtete zahlreiche vorbereitende Teilungen der Kleinkerne. Es wäre nun z. B. nicht ausgeschlossen, daß mehrere Kerne Chromatin austauschen und nach dem Austausch nur eine Teilung in künftigen Macronucleus und Micronucleus stattfindet. Dann wäre die häufig beobachtete ungerade Großkernzahl wohl erklärlich. Eine andere Möglichkeit wäre die ungleiche Entwicklung zu Macronucleusanlagen, so daß nach zweimaliger Teilung des Syncaryons etwa nur ein Teilprodukt Macronucleus, die anderen drei Micronuclei würden, wie auch Klitzke (1916) annimmt, oder ein Teil überhaupt degenerierte. Ebenso ungewiß ist das Schicksal der „Anlagen". Möglich, daß sie bei den folgenden Teilungen in den Tochtertieren sich ebenfalls zu Großkernen entwickeln, möglich auch, daß sie resorbiert werden. Unwahrscheinlich erscheint mir die Vermutung Mulsow's, daß diese Körper miteinander verschmelzen. Weder bei *Stentor* noch bei *Blepharisma* sah ich je Großkernteile verschmelzen, denn die bei Zerreißung sich bildende Kernmembran verhindert wohl stets eine Wiedervereinigung. Am wahrscheinlichsten ist eine Entwicklung zu normalen Kernen bei den ersten Teilungen, die unter günstigen Bedingungen den Abschluß der Conjugationsvorgänge bilden.

B. Physiologie.

Einleitung.

In einer früheren Arbeit hatte ich den Versuch gemacht, an *Stentor coeruleus* die Probleme der Gestaltung bei Ciliaten zu klären (Gestalt als typische Form des Individuums und seiner einzelnen Komponenten verstanden) mußte mich aber, da das Versuchsmaterial

Digitized by Google

zu empfindlich war, auf die Behandlung einiger weniger Gestaltkomponenten beschränken (Macronucleus, Plasma, Teilprodukte). Es konnte festgestellt werden, daß die Form des Rosenkranzkernes weitgehend von der Struktur des Plasmas abhängig ist. Die Gestalt der Teilprodukte war, wo sie von der Norm abwich, entweder eine Folge veränderter Wachstumsintensität bei gleicher Teilungsrate oder die Teilstücke verdanken ihre Entstehung, wie wahrscheinlich gemacht werden konnte, mehr oder weniger pathologischen Vorgängen, einer Kernzerreißung und darauf Vielfachteilung oder einer Zersprengung ganzer Individuen. Völlig im Dunkel mußte aber die Frage bleiben, wie denn der Weg vom pathologischen Geschehen zum normalen zurückgefunden wurde. Denn wohl waren die hierfür notwendigen Außenbedingungen festgestellt worden, aber wie die Regulation vor sich ging, das ausfindig zu machen, scheiterte an der Ungunst des Materials.

Gerade zu der Zeit, wo ich aus solchen Gründen meine Untersuchung an *Stentor* zum vorläufigen Abschluß brachte, trat unerwartet im Würzburger Zoologischen Institut in einem Heuaufguß eine *Blepharisma*-Art in großen Massen auf. Schon auf den ersten Blick war da auf engstem Raume eine Gestaltenmannigfaltigkeit festzustellen, die es aussichtsreich erscheinen ließ, mit diesem Material die aufgeworfenen Fragen weiter zu bearbeiten. Vielleicht war dieses Ciliat leichter zu züchten als *Stentor*, der nur in sauerstoffreichem Medium leben kann! Diese Hoffnung wurde nicht getäuscht und ich bin in der Lage, auf den folgenden Seiten über Experimente zu berichten, die zum Teil die an *Stentor* gemachten Beobachtungen bestätigen, sie weiter ausbauen und sich auch auf andere Gebiete erstrecken, besonders auf das ganze Gebiet des experimentellen Formwechsels. Es zeigt sich, daß der Organismus vom pathologischen Zustand auf verschiedenen Wegen des Formwechsels zu normalem Verhalten zurückkehren kann. Eine Durchsicht der *Blepharisma*-Literatur machte offenbar, daß die tatsächlichen Kenntnisse vom Bau unseres Heterotrichen gering sind und dies Geringe vielfach umstritten ist, so daß im vorhergehenden Abschnitte eine möglichst eingehende Beschreibung von *Blepharisma undulans* Stein vorausgeschickt werden mußte. Auf diesen gesicherten Tatsachen bauen sich die nachfolgenden Experimente auf.

Aus der Ausgangskultur wurden alle folgenden in Klonen durch Überimpfung auf Strohaufgüsse gewonnen. Das Ausgangsmaterial stammte, soweit sich feststellen ließ, aus dem Garten des Zoologischen Instituts. Cysten im Heu waren die Keime für den Aufguß. Neben

Digitized by Google

dieser Wildkultur in Strohinfusen benutzte ich Objektträgerkulturen und Lezithinagarkulturen in Reagenzgläsern. Alle übrigen Versuche *Blepharisma* zu züchten, schlugen fehl.

Zur Fixierung wurde Sublimateisessig und das Gemisch nach Carnoy (Alkoholeisessig) verwendet. Letzteres vor allem für die dickschaligen Cysten. Für Färbung der Totalpräparate eigneten sich die Karmine (Borax-, Alaun-, Salzsäurekarmin) für Schnittfärbung Hämalaun und Heidenhain's Hämatoxylin. Für Schnittpräparate wurde das Material fast immer nach Vorfärbung mit Eosin in Kollodiumtropfen eingebettet. Als besondere Methoden zur Darstellung bestimmter Einzelheiten seien genannt:

Opalblau-Phloxin-Rhodamin-Methode nach Bresslau zur Darstellung der Pelliculastrukturen.

Schwärzung durch Osmiumdämpfe im hängenden Tropfen für Demonstration von Cilien und Trichocysten.

Bromwasser als Beize für Färbung ectoplasmatischer Differenzierungen (s. Khainsky 1911).

Löffler'sche Geißelfärbung für Cilien und undulierende Membranen.

a) Die Lebensbedingungen und die Teilung.

Der Heuaufguß, in dem im Dezember 1921 das Ausgangsmaterial auftrat, war einer Temperatur von 20—30° ausgesetzt. Infolgedessen bedeckte eine reiche Bakterienflora als Kahmhaut seine Oberfläche. *Blepharisma* lebte in Gesellschaft mit *Paramaecium*, das reichlich in den Nahrungsvakuolen der Blepharismen beobachtet wurde. Deshalb sah ich es zuerst als die Hauptnahrung an. Dies waren die ersten Eindrücke von den Lebensbedingungen der Versuchstiere.

Temperatur.

Die Bestimmung der Kardinalpunkte der Temperatur mußte wichtige Aufschlüsse über die Lebensgeschichte des Heterotrichen bringen. Einen Anhaltspunkt für die Lage des Optimums gibt folgende Überlegung: Die einzigen Angaben über die Lebensbedingungen des Infusors in der freien Natur macht Calkins. Er berichtet, daß er *Bl. undulans* in dem besonders heißen Sommer 1911 fand, aber nur im Juli; später im Sommer trat das Ciliat nicht mehr auf. Das von mir benutzte Heu stammt aus dem abnorm heißen Sommer 1921, der in Würzburg Temperaturen von 40° C im Schatten brachte. Und schließlich sei wiederholt, daß die Infusorien sich in dem Aufguß bei mindestens 25° C entwickelt

Digitized by Google

hatten. Diese drei Befunde deuten vielleicht darauf hin, daß höhere Temperatur für *Blepharisma* lebensnotwendig ist. So ist verständlich, daß diese Form nicht sehr häufig beobachtet wird, vor allem nicht in Massen, wie sie in Aufgüssen auftreten, denn vereinzelt hält sie sich auch bei tieferer Temperatur. Es ist also nicht die Lebensfähigkeit von der hohen Temperatur abhängig, sondern diese spielt nun, wie so häufig, eine indirekte Rolle: Sie schafft die notwendigen Futtermengen für diese gefräßigen und sich lebhaft vermehrenden Infusorien. Im einzelnen wirken sich die Temperaturen wie folgt aus: In den ersten Kulturen, bei 20—25 ° C gehalten, wurden schon während der Weihnachtstage, als die Zimmertemperatur im Würzburger Zoologischen Institut auf 10 bis 15 ° C sank, Cysten beobachtet. Dasselbe trat ein, als bei Semesterschluß, Ende Februar, die Heizung des Instituts eingestellt wurde. Die späteren Kulturen führte ich in der Nähe eines eisernen Ofens, auf dem Thermostaten und im Brutschrank bei 32 ° C weiter. Mit zunehmender Erwärmung im Frühjahr und Sommer konnten die Zuchten künstlicher Wärme entraten. Jedenfalls wurde vom Mai ab (im April 1922 fiel noch Schnee) eine Stammkultur im Strohaufguß bei Zimmertemperatur gehalten. Die Entwicklung dieser Blepharismen war sehr wechselnd. Zuerst war die Vermehrung lebhaft, allmählich ließ sie nach. Wurde die Kultur vor dem Aussterben auf den Thermostaten gestellt, so folgte eine neue Massenentwicklung, die später von einem neuen Rückgang der Individuenzahl abgelöst wurde. Der Sommer 1922 war naß und kühl und es war deshalb besonders auffallend, als im Mai und August parallel zwei sommerlichen Wärmewellen eine ungeheure Vermehrung der Infusorien in dem Aufguß bemerkbar war. Konnte das Maimaximum noch auf die in dem neuen Aufguß natürlicherweise zur Verfügung stehenden Futtermengen zurückgeführt werden, so war für die Entwicklung im August sicher die Temperatur die primäre Ursache: Die ganze Kahmhaut war tiefrot gefärbt und dieser Zustand ging mit der Wärmewelle streng parallel. Nur im geheizten Raum im Winter habe ich eine ähnliche Massenentwicklung der Blepharismen gesehen. Wir können aus diesen Beobachtungen schließen, daß das Temperaturoptimum bei 25—30 ° C liegt. Die Plattenkultur mit 32 ° C lag schon beinahe außerhalb dieses Optimums und Zimmertemperatur im Sommer von 15—20 ° C hatte schon längst nicht mehr optimale Wirkung. Daß *Blepharisma* Lebensmöglichkeiten unter recht schwankenden Wärmegraden hat, lehrt die Betrachtung von Maximum und Minimum. Im Brutschrank waren bei wech-

Digitized by Google

selndem Gasdruck 36—40° C keine Seltenheit und sie wurden immer gut überstanden, ja die Strohaufgüsse auf dem Thermostaten mit Innentemperatur von 58° C maßen sicher häufig über 40° C. Es gibt kein genau bestimmbares Maximum für *Blepharisma*, weil die Temperatur nur indirekt als Außenfaktor wirkt, nicht nur bei *Blepharisma*, sondern auch bei anderen Ciliaten und Metazoen, wie ich in früheren Arbeiten stets betont habe. Dasselbe gilt für das Minimum. Z. B. kann eine Temperatur von 5° C unter ungünstigen Futterverhältnissen letale Wirkungen haben, während anderseits Temperaturgrade nahe dem Gefrierpunkt gewöhnlich gut vertragen werden, wie Versuche beim Studium einer noch zu erörternden Erscheinung ergaben. + 3° C war allerdings bei meinen Beobachtungen die Grenze für ein dauernd normales Verhalten der Versuchstiere, und zwar nur noch einiger weniger Blepharismen. Fassen wir also zusammen: In dem Temperaturraum von + 3° bis 40° C finden die Blepharismen ausreichende Lebensbedingungen, deren Temperaturoptimum bei 25—30° C liegt. Da die Temperatur nur als indirekt wirkender Faktor betrachtet werden kann, ist eine Angabe absoluter Kardinalpunkte nicht möglich.

Art der Nahrung.

Stein gibt an, daß *Blepharisma* kleine Nahrungsmittel aufnimmt, Bütschli sagt, „Nahrung fein" und Calkins beobachtete Bakterien als Futter. Bei ihrem ersten Auftreten sah ich die Blepharismen vollgestopft mit Paramäcien. Die weiteren Kulturversuche ergaben, daß Bakterien als Hauptnahrung anzusehen sind. Stets kann man beobachten, daß *Blepharisma* sich nur dort aufhält, wo über der Kahmhaut eine minimale Flüssigkeitsschicht vorhanden ist. Deshalb finden sich die stärksten Ansammlungen dort, wo kapillare Flüssigkeitsschichten z. B. an Strohhalmen sich über die Wasseroberfläche erheben. An Stellen, wo solche roten Kolonien entstehen, verflüssigt sich später die Kahmhaut und damit findet auch die Blepharismenansammlung aus Nahrungsmangel oder andern Gründen ein Ende. Nach diesen Beobachtungen an Aufgüssen mußte es ratsam erscheinen, auch in anderen Kulturen diese Infusorien in dünner Flüssigkeitsschicht zu halten. Die Forderung wurde bei den Objektträgerkulturen erfüllt. Außerdem wurden die Versuchstiere in Reagenzgläsern mit schräg erstarrtem Lezithinagar gehalten, auf den Kolibakterien geimpft waren. Diese Kulturen im Kondenswasser gingen sehr gut an und gediehen immer besser in dem Maße wie der Agar verflüssigt wurde. Zuerst bevorzugten die

Digitized by Google

Infusorien die Oberfläche der festen Agarschicht, soweit sie benetzt war. Später war zu beobachten, daß im verflüssigten Agar, in dem auch die Bakterien gleichmäßig verteilt sind, ebenso gleichmäßig die Blepharismen die Flüssigkeit erfüllten und erst später, wenn sich an der Oberfläche die Kahmhaut ausbildete, wurde diese stärker besiedelt. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß *Blepharisma* im freien Wasser nicht leben könne und um dies zu beweisen, möchte ich noch folgendes berichten: Bekanntlich lösen sich im Lebenszyklus eines Aufgusses die verschiedensten Organismen ab, wie das WOODRUFF (1912) auseinandergesetzt hat. Dieser Zyklus schließt damit, daß das tierische Leben so gut wie erloschen autotrophen Organismen Platz macht, vor allem Algen. Die letzten Stadien der Gärung vor der Algenentwicklung machen die Blepharismen in der Cyste durch. Haben sich die Algen genügend ausgebreitet, dann wird die Cyste gesprengt. Die ausgeschlüpften Blepharismen finden aber keine Kahmhaut vor und bewegen sich freischwimmend zwischen den Algenkonglomeraten. Unter solchen Voraussetzungen kommt es nie zu einer Massenentwicklung, es bleiben immer vereinzelte Tiere, im Körperbau völlig normal, von tiefroter Färbung. Wahrscheinlich ist nur eine geringe Bakterienflora vorhanden und die aufgenommenen Algen werden wohl kaum ausnutzbare Futterstoffe sein.

Wenn die Tatsache feststeht, daß Bakterien die Hauptnahrung sind, muß man fragen, wie es kommt, daß zu manchen Zeiten vorwiegend Paramäcien und andere Ciliaten aufgenommen werden. In dem Zyklus einer *Blepharisma*-Population kommt nach dem Verbrauch der Bakterienmasse eine Zeit, wo die Futtermenge in keinem Verhältnis zur Verbraucherzahl steht. Ein dicker Brei von diesen Heterotrichen wälzt sich durcheinander und strudelt alles ein, was ihm in den Weg kommt. Nun sind Paramäcien und Rotatorien der Gattung *Philodina* die hauptsächlichsten Lebensgefährten der Blepharismen und deshalb am häufigsten in den Nahrungsvakuolen zu finden. Wenngleich die Rotatorien der Strudelbewegung Widerstand leisten können, werden sie doch aufgenommen, aber von den Verdauungssäften nicht angegriffen, verlassen sie ungeschädigt nach einiger Zeit den Zelleib. Um die Paramäcien bilden sich riesige Flüssigkeitsvakuolen, die den Körper des aufnehmenden Tieres weitgehend deformieren können. Bei diesem wahllosen Einstrudeln von Nahrungsartikeln kann es nicht ausbleiben, daß in einer Population kleinere Formen von ihren großen Artgenossen aufgenommen werden. Das kann man im vorgeschrittenen Verdauungszustand

Digitized by Google

noch daran erkennen, daß der rote Farbstoff unverfärbt im Entoplasma liegt. Dieser „Kannibalismus“ bei Anwesenheit genügenden Normalfutters spricht m. E. gegen die immer wiederkehrende Behauptung der Nahrungswahl bei den Ciliaten. Eine solche Auswahl der Nahrung ist in neuester Zeit auch wieder von PENARD für eine *Blepharisma*-Art beschrieben worden.

Die Hauptnahrung sind also Bakteriengemische im Verbande der Kahmhaut. Hier findet *Blepharisma* die stärkste Entwicklung, die zurückgeht, sobald die Kahmhaut verflüssigt wird. Daneben sind alle übrigen Futterorganismen (Ciliaten, Rotatorien) nur Gelegenheitsnahrung, die wahllos eingestrudelt wird. Dasselbe geschieht mit kleineren Artgenossen, die verdaut werden bis auf das Zoopurpurin, das unverändert bleibt.

Die Nahrungsmenge.

Wir sahen, daß das Temperaturoptimum bei *Blepharisma* sehr hoch liegt, es ist also anzunehmen, daß der Stoffumsatz beträchtlich ist. Das ist auch der Fall: *Blepharisma* ist ein sehr gefräßiges Ciliat, nur durch ungestörte Nahrungsaufnahme kann seine Normalgröße erhalten bleiben. Wenige Minuten nach Überführung in ein nährstoffärmeres Medium beginnt die Verkleinerung des Organismus: Die Vakuolen schwinden mehr und mehr aus dem Plasma. Das führt weiterhin zu einer Verschmälerung des ganzen Tieres und endet schließlich in Hungerformen, wie sie in Textfig. 1i und k abgebildet sind. Es erhält sich dabei vorwiegend die Längenausdehnung und der Kern bleibt normal, im Gegensatz zu depressiven Wirkungen, die das Tier breiter werden lassen, wobei Spitze und Kern zusammensinken. Trotzdem aber *Blepharisma* offensichtlich an ein nährstoffreiches Medium angepaßt ist, geht eine Population in einem solchen doch schließlich in Zustände über, die außerhalb der Norm liegen. Dagegen bleiben die wenigen Exemplare eines Aufgusses im Algenstadium gleichmäßig normal. Für den Zustand der Zuchttiere spielt eben nicht nur die Nahrungsmenge, sondern auch neben anderen Faktoren Beseitigung der Stoffwechselprodukte eine Rolle.

Die Absicht, für die Futtermenge ein objektives Maß zu gewinnen, führte zu Zuchtversuchen mit Nährlösungen. Als Ausgangspunkt diente WOODRUFF's Fleischextraktlösung in Konzentration von 0,025 Proz. Zwar waren die Infusorien darin züchtbar, aber ihre Größe nahm infolge Bakterienmangels ständig ab, denn Bakterien waren nur in dem Maße vorhanden, als sie sich in den Flüssig-

Digitized by Google

keiten, die unsteril gehalten wurden, entwickelten. Um diesen Futterorganismen einen reicheren Nährboden zu bieten, steigerte ich die Konzentration der Fleischextraktlösung auf 0,05 Proz. und konnte bis auf 0,2 Proz gehen, ohne die Versuchstiere in irgend einer Weise zu schädigen. Während dieser Versuch für die Futtermenge nichts ergibt, zeigt er, daß *Blepharisma* bedeutend höhere Salzkonzentrationen erträgt, als etwa Paramäcien.

Ohne genaue Angaben betreffs der anderen Faktoren kann über die Futtermenge nichts ausgesagt werden. Es muß dann immer bei relativen Werten bleiben. Am günstigsten für gleichmäßig normale Lebensvorgänge sind jedenfalls geringe Konzentrationen, wie meine algenreichen bakterienarmen Aufgüsse beweisen und wie auch CALKINS glaubt, wenn er sagt: „the best results being obtained with a relatively small number of bacteria or in other words with as little as possible of the bacterial waste matters.“ Eine Beobachtung, die bekanntlich auch schon JOHNSON (1892) bei *Stentor coeruleus* machte. Andererseits ist es keine Seltenheit, daß man 3—4 Ciliaten von Colpidiumgröße in einem Tier beobachtet. Bemerkenswert ist auch der schnelle Größenwechsel entsprechend der Nahrungsmenge. Das konnte ich in Fleischextraktkulturen beobachten, wo zufällig ein Versuchstier einen Artgenossen aufgenommen hatte. Dieser „fette Bissen“ führte zu riesiger Größenzunahme. Man konnte glauben, dieses Exemplar gehöre nicht zum gleichen Klon, ein Hinweis für den geringen Wert der Größe als Rassenmerkmal der Ciliaten.

Gasgehalt des Mediums.

Ebenso wie wir uns betreffs der Futtermengen auf biologische Untersuchungsmethoden stützen mußten, ist diese Betrachtungsweise bei der Prüfung des optimalen Gasgehaltes — um diesen handelt es sich hier nur — angewendet worden, denn die Wirkung des Gasgehaltes läßt sich allein nicht prüfen, ist also augenblicklich einer ganz exakten Bearbeitung nicht zugänglich. Es fehlt vor allem die Möglichkeit, den Gehalt an Salzen, den eine Flüssigkeit auf kleinstem Raume enthält, zu bestimmen. Diese Salzkonzentration ist aber nach meinen Erfahrungen, die vor allem am Formwechsel gesammelt wurden, ausschlaggebend für das Verhalten von *Blepharisma*. Die Sauerstoffwirkung ist bei niederem Salzgehalt natürlich eine ganz andere als bei hoher Konzentration. Das gleiche wäre zu sagen über die H-Ionen-Konzentration, deren Einfluß auf die Formwechselzustände von *Blepharisma* in dieser Arbeit noch nicht

Digitized by Google

geprüft werden soll. Es scheint allerdings, daß die Bedeutung der H- und OH-Ionen heute etwas überschätzt wird. Unter diesen einschränkenden Voraussetzungen kann gesagt werden, daß das Streben zur Oberfläche neben dem Nahrungstrieb der Tendenz zur sauerstoffreichsten Schicht zu schwimmen, zugeschrieben werden kann. Ich konnte beobachten, daß in hohen Temperaturen die Blepharismen bis in die obersten Flüssigkeitshäutchen am Glasrand wanderten, sicherlich über die optimalen Bakterienkonzentrationen heraus, und ihre große Lebensfähigkeit in sauerstoffreichem Medium auch bei schmaler Kost weist auf den entscheidenden Einfluß dieses Gases. Allerdings scheinen die Kardinalpunkte weit zu liegen: Das Minimum der O_2-Konzentration bezeichnet z. B. der Eintritt der Encystierung. Er kann im Aufguß je nach dem Zustand der Kahmhaut verzögert, kann auch sehr beschleunigt werden. Ein Maximum mag wohl in dem Lebensraum von *Blepharisma* nicht vorkommen. Innerhalb dieser weiten Grenzen beschränkt der Salzgehalt die Lebensmöglichkeiten. Es muß an dieser Stelle ausgesprochen werden, daß, solange nicht alle feststellbaren Außenfaktoren exakt bestimmbar sind, ein genaues Bild der Umwelt, die den Organismus formt, niemals entworfen werden kann. Ein unbekannter Faktor, wie der Salzgehalt der Flüssigkeit, macht alle übrigen Bestimmungen relativ, da der Organismus auf die Summe der Außenreize abgestimmt ist und niemals ein Faktor verändert werden kann, ohne daß damit auch die übrigen eine ganz andere Wirkung auf den Organismus ausüben. Untersuchungen solcher Art müssen solange unvollkommen bleiben, als wir über den stationären Gleichgewichtszustand lebender Systeme so wenig genaue Kenntnisse besitzen, und der Begriff der Norm so wenig fest umrissen ist. Schließlich soll noch darauf hingewiesen werden, daß es ja auch Bedingungen gibt, die außerhalb der Organismen gelegen, aber als von ihnen ausgehend angesehen werden müssen. Diese Wirkungen zwischen den Einzelindividuen der gleichen Art und der Arten untereinander sind natürlich noch schwerer zu fassen und in ihrer tatsächlichen Wirkung zu bestimmen. Diese Wirkung wird nur daran erkannt, daß sie sich summiert und dann zu besonderen Formwechselzuständen führen kann, die uns weiterhin beschäftigen werden. Vorher sei aber mit einem kurzen Wort noch des Lichtes als Außenfaktor gedacht.

Das Licht.

Ob das Licht als Lebensbedingung für die Existenz der Blepharismen eine Rolle spielt, ist fraglich. Irgendwelche phototaktischen

Digitized by Google

Wirkungen wurden niemals beobachtet. Dagegen wäre möglich, daß in Verbindung mit dem roten Farbstoff das Licht den Stoffwechsel beeinflußt. Wir wissen aus den Untersuchungen von BUDER (1919) an Purpurbakterien, daß der rote Farbstoff in der Lage ist, auch in dunkler Umgebung die spärlichen Lichtstrahlen für photochemische Prozesse zu verwerten. Ähnliches hat vor kurzem BORESCH (1920) für Schizophyceen nachgewiesen. Übereinstimmend mit den Purpurbakterien hat *Blepharisma* einen Lebensraum, bei dem reichliche Gärungsprozesse ablaufen. Es wäre denkbar, daß das Ciliat mit Hilfe des Zoopurpurins lichtkatalytische Wirkungen sich zunutze macht. Doch sind das Vermutungen, die noch der Untersuchung harren.

Die Teilung.

Wenn alle Faktoren in normaler Weise zusammenwirken, tritt der Vorgang in Erscheinung, der die Kontinuität des Lebens in einer Population in erster Linie gewährleistet, der Teilungsvorgang. Als Folge normaler Bedingungen schließt er andere zu gleicher Zeit verlaufende Formwechselvorgänge aus.

Die Gesamtheit der vorher besprochenen Außenfaktoren bestimmt auch die Teilung, allen voran Nahrungsmenge und Temperatur. Ein ererbter Rhythmus liegt zwar wahrscheinlich diesem Vorgang zugrunde, aber die Außenbedingungen können ihn völlig verdecken. CALKINS berichtet, daß die Teilung unregelmäßig erfolge, ein neuer Beweis, daß sein Material nicht normal reagierte. Es ist kein Wunder, daß in einer Population die Teilungen unregelmäßig sind. Hängt doch die Menge der aufgenommenen Nahrung sehr stark vom Zufall ab, ebenso die besondere Beschaffenheit des Mediums, in dem das Tier sich gerade aufhält. Selbst in dem kleinen Bezirk eines hohlgeschliffenen Objektträgers müssen wir räumlich unterscheidbare Bedingungen annehmen, wie die Encystierungsexperimente ergaben. Teilungsrate und Größe werden durch Menge der Nahrung und die Temperatur bestimmt. Dazu einige Beobachtungen: Unter 30° C gehaltene Objektträgerkulturen teilten sich in 30 Stunden einmal, wenn sie in einer Fleischextraktlösung von 0,05 Proz. lebten. Unter gleicher Temperatur in 0,2 proz. Lösung, also in vierfacher Konzentration gezüchtete Blepharismen teilten sich 2—3 mal in 24 Stunden, also eine der Konzentration entsprechend verkleinerte Teilungsrate. Sicherlich spielt auch bei diesem Resultat der Salzgehalt eine große Rolle. Vermehren sich die Individuen auf gleichbleibendem Raum, dann sinkt die Teilungsrate und die Teilungs-

Digitized by Google

größe. Eine Abhängigkeit der Rate von einer gewissen Größe besteht nicht, es können sich kleine Formen ebenso intensiv teilen wie die großen. Jedoch ist das Auftreten großer und kleiner Formen am selben Orte das Anzeichen von Depressionszuständen. Als deren Folge unterbleibt Teilung meist ganz, so gut wie ganz aber auch im algenreichen, nahrungsarmen Medium. Hingegen treten beschleunigte Teilungen wieder unter plötzlich auftretenden ungünstigen Bedingungen ein. Ich beobachtete sie, als Zuchttiere in ziemlich stark konzentrierte Nährlösungen kamen und wenn sie tiefen Temperaturen ausgesetzt wurden.

Diese verschiedenen Tatbestände führen zu Überlegungen über die tiefere Bedeutung des Teilungsvorganges, Gedanken, die ich zum Schluß in Kürze entwickeln möchte. Der erste Schritt beim Teilungsvorgang der Blepharismen, sowie der übrigen Ciliaten besteht in einer Auflockerung der Micronuclei, die sich vom Großkern trennen. Ihre Vergrößerung ist ein Vorstadium ihrer Teilung und als ein Infunktiontreten anzusehen. Also die Micronuclei beginnen zu funktionieren, wenn der Macronucleus seine typische Form verändert und damit wahrscheinlich auch seinen Funktionszustand. Diesen Vorgängen folgt Teilung des Großkernes und schließlich Durchschnürung des Plasmaleibes. Im Prinzip gleiche Vorgänge an den Micronuclei beobachten wir auch bei Conjugation Encystierung, Depression und plötzlicher Schädigung der Zelle. Überall erfolgt die Trennung der Kleinkerne vom Großkern, erscheinen sie aufgelockert und teilen sie sich. Das wies Popoff (1900) bei Schädigung der Infusorien mit Ammoniak und Kohlensäure nach, uud das konnte ich für *Stentor coeruleus* in ungünstigen Medien feststellen. Schließlich ist es aus Textfig. 7 dieser Arbeit zu ersehen, die den Zustand der Kleinkerne bei Encystierung zeigt.

Diesen Feststellungen ist die Tatsache entgegenzuhalten, daß in algenreichen Aufgüssen bei wenig Futter die in ganz normalen Verhältnissen lebenden Blepharismen sich fast gar nicht vermehren, was auch für andere Infusorien gilt. Für diese Gruppe von Erscheinungen gibt es nur eine gemeinsame Deutung: Der Teilungsvorgang, speziell die Kernteilung, bedeutet eine Befreiung von Schädigungen, die durch die normale Funktion der Zelle verursacht wurden. Ihrer entledigt sich der Organismus meist rhythmisch, soweit diese Folge nicht durch Außenbedingungen verändert wird. In gleicher Weise reagiert der Organismus auf Schädigungen von seiten des Milieus (Kleinkernteilung [Popoff], Vielfachteilung) und leitet er den Geschlechtsvorgang ein, ebenfalls durch Außenfaktoren

Digitized by Google

bedingt. Bei gewissen Zuständen der Kerne (Conjugationsreife) sind diese Vorgänge auch bei Encystierung festzustellen, obwohl Cystenbildung mit qualitativen Kernveränderungen wohl kaum zu tun hat.

Entsprechend verhält sich der Macronucleus: auch er schwillt bei Loslösung der Kleinkerne erheblich an. So bleibt er in der Cyste. Die Depressionsmacronuclei sind ebenfalls stark vergrößert und bleiben es, bis dieser Zustand rückgängig gemacht wird. Die Teilungskerne vergrößern sich, um später auf die halbe Kerngröße des Elters zurückzugehen. Jedenfalls ist die Hypothese geeignet, die von den verschiedensten Außenfaktoren ausgelösten Kernveränderungen von einem Gesichtspunkt aus zu verstehen und den Teilungsvorgang hier einzuordnen.

b) Experimentelle Encystierung.

Als schon bei den ersten Züchtungsversuchen die Blepharismen zur Cystenruhe übergingen, schien es leicht, diesen Vorgang auf seine Bedingungen und seine Bedeutung näher zu untersuchen. Das ist denn auch im Laufe eines Jahres eingehend geschehen und die Resultate wurden in vorläufiger Form bereits veröffentlicht (1922 a).

Die ersten Encystierungen wurden in Fleischextraktlösungen beobachtet, als während der Weihnachtsferien die Heizung des Würzberger Instituts unterblieb. Fleischextraktkulturen beherbergen Hungerformen und deshalb konnte das Resultat ebenso auf den Hunger wie auf tiefe Temperatur zurückgeführt werden. Das nächste Experiment wurde derart durchgeführt, daß eine große Menge Blepharismen einem Aufguß entnommen, im hohlgeschliffenen Objektträger und bei Zimmertemperatur gehalten wurden. Hier erfolgte in Massen die Encystierung und zwar erforderte der Übergang von einem Encystierungsstadium zum nächsten etwa 24 Stunden. Die auf kleinem Raume angereicherten Versuchstiere konnten entweder nur mangelhaft ernährt sein und deshalb zur Cystenruhe übergehen oder in solcher Menge bewirkte tiefere Temperatur die leichtere Encystierung. Bald zeigte sich aber, daß auch in höheren Temperaturen von 25—27° C. Encystierung vorkommt. Ich ging nun im März 1922 zu Parallelversuchen über, um die Wirksamkeit einzelner Faktoren klarzustellen. Da stellte sich die bedeutsame Tatsache heraus, daß die am stärksten konzentrierte Flüssigkeit, die mit den Blepharismen dem Aufguß entnommen war, am schnellsten Cysten entstehen ließ. Wenn dagegen das Medium verdünnt wurde, traten vorerst keinerlei Cysten auf. Aber noch immer war eine Deutung in der Weise möglich, daß im unverdünnten Medium die Mitbewohner

Digitized by Google

die Futtermengen dezimierten und Hunger zur Cystenruhe führte. Das letzte Glied in der Kette des eindeutigen Beweises stellt die Beobachtung dar, daß Encystierung von der Menge der Begleitorganismen abhängig ist. Auch bei konzentriertestem Medium kann z. B. bei Zusatz von reichlich Paramaecien Encystierung verhindert werden. Der Hunger kann also keine Rolle für die Encystierung spielen. Wie ist aber der Vorgang zu verstehen? Doch nur so, daß das Medium, das durch reichliche Abgabe von Stoffwechselendprodukten in Form von Salzen oder in Gasform überladen ist, die Cystenbildung veranlaßt. Die Tatsache, daß nun zahlreiche Mitbewohner dieses Mediums den Vorgang hintanhalten können, spricht dafür, daß diese Produkte eine spezifische Wirkung auf die eigene Art haben, eine Wirkung, die durch die Produkte der Mitbewohner paralysiert wird. Der ganze Vorgang ist also nach dem Gesetz der physiologischen Ionenmischung verständlich: Salzgemische sind weniger wirksam als ein einzelnes Salz von gleichem osmotischen Druck. So stellte kürzlich SPEK (1921) durch Versuche an *Actinosphaerium* fest, daß Lösungen eines Salzes tödlich wirken, daß dagegen spezifische Wirkungen eines Salzes durch ein zweites und drittes gemildert oder aufgehoben werden. SPEK erklärt diese Wirkung damit, daß die Salze ihr Fällungsvermögen steigern und dadurch sich aus der Zelle ausschließen.

Zur weiteren Begründung meiner Ansicht sei folgendes berichtet: In dem ausgebreiteten Flüssigkeitstropfen eines eingeschliffenen Objektträgers waren die Encystierungsbedingungen sehr verschieden. Der Vorgang trat zuerst am Rande des Tropfens ein. Das spricht für die Wirksamkeit der Salzkonzentration, nicht des Gasgehalts, denn an dieser Stelle des Tropfens, weil er hier am dünnsten ist, ist der Gasaustausch mit der umgebenden Luft am größten. Andere Punkte bevorzugter Encystierung waren Detritusbrocken, an denen die Blepharismen zur Nahrungsaufnahme sich sammelten. Es mag noch bemerkt werden, daß jede Algenzufuhr die Encystierung verhinderte, was wohl nicht anders zu erwarten ist.

Die Ursachen der Cystenbildung sind aber damit noch keineswegs völlig beschrieben: In einer Population sind es nur die großen, ja sogar die ungewöhnlich großen Formen, die sich leicht encystieren, während gleichzeitig kleine Formen von diesem Vorgang verschont bleiben. Die großen sind aber die reichlich gefütterten, ein weiterer Beweis, daß Hunger keine Rolle spielt. Anscheinend gehen in den stark gefütterten Infusorien Veränderungen vor sich, die diese Organismen für eine Encystierung ohne längere Einwirkung der

Digitized by Google

besonderen Außenfaktoren reif machen. Erst viel später folgen die kleineren Formen, längere Zeit solchen Bedingungen ausgesetzt, mit der Encystierung nach, falls diese nicht durch einen anderen Faktor (Hunger, Verdünnung des Mediums) unmöglich gemacht wird. Zum Schluß möchte ich noch eine Reihe von Parallelversuchen mitteilen, die die eben besprochenen Verhältnisse aufs beste illustrieren: Drei Faktorenpaare wurden geprüft: Unverdünnt (21, 23, 25) — verdünnt (22, 24, 26), in hoher Temperatur (21, 22, 25, 26) — in tiefer Temperatur (24, 25), mit Algen (25, 26) — ohne Algen (21—24) (s. Tabelle). Die Tabelle zeigt, daß die Temperatur gleichgültig ist, daß die Algen die Encystierung unterdrücken, wenn sie Gelegenheit haben zu assimilieren und daß in unverdünntem Medium Encystierung ganz bedeutend überwiegt. Beim Studium des Protokolls fällt noch auf, daß Anwesenheit von Paramaecien die Encystierung verhindert. Nur über die Größen der Versuchstiere lassen sich keine genauen Angaben aus der Liste ablesen. Es müssen immer die Versuchspaare 21—22, 23—24, 25—26 miteinander verglichen werden und die Endresultate betrachtet werden. Gewisse Schwankungen waren nicht zu vermeiden, da der genaue Charakter von Futter und Flüssigkeit unbekannt war.

Wenn wir die Ansichten früherer Autoren über die Encystierungsbedingungen nachlesen, finden wir, daß diese Bemerkungen meist sehr allgemein gehalten sind. So wird berichtet, daß Cystenbildung eintritt, bei langsamem Eintrocknen, bei Hunger oder bei zu reichlicher Fütterung, kurz bei allen möglichen Schädigungen. Noch ganz andere Bedingungen kommen für Fortpflanzungscysten in Frage, doch soll davon hier nicht die Rede sein. In der Erforschung der Ursachen der Cystenbildung war man bisher kaum weitergekommen, als zu der Zeit, da BÜTSCHLI in seinem Protozoenwerk ganz klipp und klar sagte, daß diese Ursachen noch nicht bekannt sind, und auch v. PROWAZEK (1910) fordert, daß der Encystierungsvorgang auf seine Ursachen nochmals genau untersucht werde.

Zwei Teilfragen der Encystierung sind in den letzten Jahren aufgeworfen worden. Einmal die Frage nach dem Verhalten der Micronuclei und dann die nach der Bedeutung des Vorgangs für das Leben der Protozoenzelle. FERMOR (1913) hatte beobachtet, daß die Encystierung von *Stylonychia pustulata* bei Hunger und geringer Wassermenge eintritt. Eine gewisse Periodizität war zu beobachten. Sein wichtigstes Ergebnis erstreckt sich aber auf die Kerne. Bei älteren Cysten sollten die Macronuclei verschmelzen, dann degenerieren und schließlich aus den zu einem einzigen verschmolzenen

Digitized by Google

Aus Aufguß von 30° C: Ta-

	21.	22.	23.
Datum 1922	unverdünnt. Thermost. 30°	verdünnt. Thermost. 30°	unverdünnt. Zimmertemp.
15. V.	kleiner, schmaler, tiefrot Anfang von Encystierung	sehr groß, vakuolig, fast rund. hellrot, nicht encystiert	hell, stark vakuolisiert, groß, nicht encystiert
16. V.	Beginn der Encystierung, groß, schlanker	schmaler, kleiner, nicht encystiert	dick, vakuolig, nicht encystiert
17. V.	mehr Cysten; schlank, groß, zum Teil klein, rot	schmal, klein, tiefrot	groß, normalvakuolig, daneben einige Cysten
18. V.	Tropfenrand besiedelt, viel Cysten, Conjugationsneigung + Flüssigk.	schlank, rot, wenige Cysten, viel Paramaecium + Flüssigk.	Cystenhaufen, daneben freie, viel Paramaecium + Flüssigk.
20. V.	zahlreich am Rande und in der Mitte haufenweise encystiert, übrige hell + Flüssigk.	wenige Cysten, schmal, rötlich, am Rande + Flüssigk.	zahlreiche frei, dunkel, großvakuolig + Flüssigk.
22. V.	viel Cysten am Rande, freie hell, viel Organismen	am Rande Cysten, zahlreiche frei	alles in einem Klumpen encystiert
24. V.	Ma. bei den meisten zusammengesunken, Conjugationen, 2 Flüssigk.	klein, zahlreich, Ma. zusammengesunken, daneben Cysten	alles encystiert, Kerne gut sichtbar
26. V.	kleine tiefrote Flecken vor der Vakuole (Hunger!) + Flüssigk.	fast eingetrocknet, Flecken wie 21. Ma. beginnt zusammenzusinken	alles encystiert
29. V.	Hungerformen fast frei von Entoplasma + 2 Flüssigk.	klein, tiefrot, Ma. zusammengesunken, Plasma vakuolisiert	„ „
31. V.	Cysten ausgefressen	ein großes, viele kleine Exemplare	„ „

Abkürzungen: „Flüssigk." = 1 Tropfen Zuchtwasser. „2" = 2 Tropfen.
„Bakt." = Bakterien.
„Ma." = Macronucleus.

Kleinkernen ein neuer Macronucleus aufgebaut werden. Es wäre nach Fermor der Encystierungsvorgang ein Ersatz für Conjugation, wie er auch hervorhebt, daß während der Herrschaft der Encystierungsbedingungen keine Conjugation eintritt, eine Tatsache die schon Bütschli betont. In neuester Zeit hat Calkins (1916) sich über die Encystierung bei *Didinium nasutum* geäußert. Er geht von seiner bekannten Anschauung der Zyklen in den Lebensläufen der Protozoen aus und hält auch die Cystenruhe für einen Vorgang solcher Art. Denn nicht genug, daß die Teilungsrate nach der

Digitized by Google

belle.

24.	25.	26.
verdünnt. Zimmertemp.	unverdünnt. Algen Thermost. 30°	verdünnt. Algen Thermost. 30°
schmal, tiefrot, kleine und große Vakuolen	sehr schlank, sehr groß, dunkelrot, nicht encystiert	vakuolig, sonst normal
schmal, kleine Hungerform, ganz vereinzelt encystiert	teilweise kleiner, teilweise encystiert, Algenschwärmer	dick, groß, vakuolig, vereinzelt encystiert, Algenschwärmer
einige tiefdunkle, wenige andere Organismen, das übrige encystiert	überwiegend Cysten	kleiner, schmaler, fast nichts encystiert, mit Paramaecium
ein großer Cystenhaufen, wenige frei, wenig Paramaecium u. Bakt., diese erneuert	Cysten nicht vermehrt, zahlreiche kleine, wenig Param. + Flüssigk.	fast nichts encystiert, mittelgroß, vakuolig, viel Bact. u. Paramaecium
Bakt. zu alt, Paramaecium in Haufen, freie groß, vakuolig + Flüssigk.	alles encystiert, Kerne geschwollen, Algen entwickelt	neben Cysten, riesige Formen fressen Cysten und Paramaecium (Algen!)
in Gruppen encystiert, daneben freie, schmal	alles encyst. + 2 Flüssigk.	große dicke vakuolige Formen neben Cysten
einige große Formen mit großen Vakuolen	alles encystiert, Kerne rund	riesige Formen mit großen Vakuolen, Paramaecium
einige sehr große vakuolige Formen	eingetrocknet, Cysten im Stad. VI + 2 Flüssigk.	zahlreiche große Formen
alles encystiert	Cysten zum Teil im Stad. VI.	
alles encystiert	Cysten im Stad. VI	einige tiefrote mittelgroße Formen

Ruheperiode 5—10 mal größer ist als vorher, auch eine völlige Kernreorganisation entsprechend den Beobachtungen von FERMOR hat sich abgespielt. Trotz dieser klaren Vorgänge kommt nun CALKINS am Schluß seiner Abhandlung zu ganz anderen Ergebnissen. Es stellt sich nämlich heraus, daß seine *Didinium*-Kultur nur zweimal sich encystierte und unter Depressionserscheinungen zugrunde ging. CALKINS erklärt das so, daß das isolierte Individuum in seinem Zyklus schon zu weit vorgeschritten war und schreibt: „this is indicated not only by loss of powers of encystement and reorganisation but also by the fact, that after the two periods of encystment and for then days only in each case epidemics of conjugation occurred in the stock material derived from organism which had recently

Digitized by Google

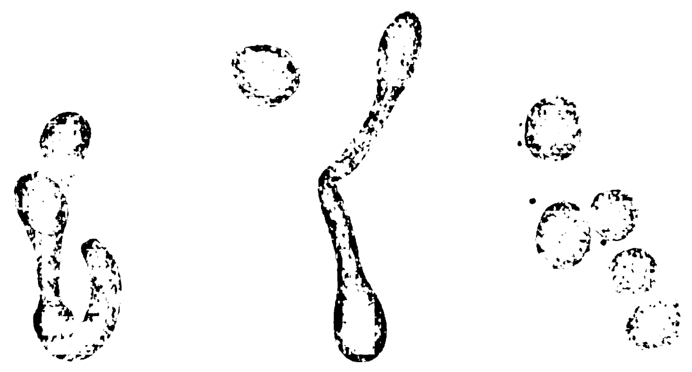
encysted." Danach kann also Encystierung doch kein vollgültiger Ersatz der Conjugation sein und CALKINS schließt mit der Betrachtung, daß die „asexuelle Reorganisation" das Plasma in einen Zustand bringt, bei dem Conjugation möglich ist.

Ich möchte auf Grund meiner Beobachtungen eine ähnliche Meinung vertreten. Wir sahen, daß beim normalen Encystierungsablauf der Macronucleus sich zusammenlegt und die Micronuclei im Plasma der Zelle verteilt liegen. Als ich die Bedingungen der Encystierung beherrschte, konnte ich jederzeit in einer Population Cystenbildung hervorrufen. Dabei stellte ich fest, daß oft der Macronucleus nur wenig deformiert (Textfig. 13) und vielfach so starr war, daß er durch die Cystenwände hindurchtrat.

Textfig. 13.

Textfig. 13. Unveränderter Macronucleus in der Cyste. Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

Andererseits entnahm ich in der ersten Zeit solchen Aufgüssen Material zur Encystierung, die auch Conjuganten enthielten und bei diesen Encystierungen zerfiel der Großkern oft, und zeigte Stadien beginnender Conjugation (Textfig. 14a—e).



Textfig. 14a. Textfig. 14b. Textfig. 14c.

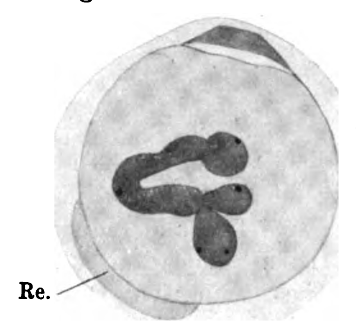
Textfig. 14a—c. Conjugationsreife Macronuclei in der Cyste. Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

Mir scheint danach die Deutung dieser Vorgänge und damit der Encystierung überhaupt in dieser Richtung zu liegen: Cystenbildung ist ein plasmatischer Vorgang. Die Kerne spielen dabei eine völlig passive Rolle. Je nach dem Grade der Conjugationsreife der Kerne verhalten sich diese bei der Encystierung. Bei großer Reife zerfällt der Macronucleus und wird wahrscheinlich von den Kleinkernen neu gebildet. Ist der Reifezustand nicht vorhanden,

Digitized by Google

dann verändern die Kerne nur wenig ihre Form, was in starren Gebilden zum Ausdruck kommt. Der Sinn der Encystierung ist also der einer Erneuerung des Plasmas, das sich von Stoffen befreit, die zur Hüllenbildung verwendet werden. Das lebendige Plasma verliert entsprechend an Masse, denn die Hüllen werden innerhalb der Pellicula abgeschieden, die mit den Cilien verschleimt. Das Plasma wird wieder homogen. Für diese Deutung spricht, daß am leichtesten übermäßig große Formen mit stark vakuolisiertem Plasma sich encystieren. Kernveränderungen gehen entsprechend der Conjugationsreife in allen Stufen vor sich (Lageveränderung [Textfig. 14 a] — Abtrennung von Kernteilen [Textfig. 14 b] — völliger Kernzerfall [Textfig. 14 c]). Im Falle der Kernteilabtrennung wird der Großkern vermutlich lebens- und funktionsfähig bleiben, was durch Eccystierung solcher Formen nachzuweisen wäre. Man kann also, um diese Vorgänge auf einen kurzen Ausdruck zu bringen, sagen, Kerndepression führt zu Conjugation, Plasmadepression zu Encystierung.

Zum Schluß möchte ich noch eines besonderen Falles gedenken. In einer Cyste, deren Kern einen hohen Grad von Conjugationsreife erreicht hatte, so daß er im Begriff war, in mehrere Stücke zu zerfallen, lag zwischen Ecto- und Entocyste eine Portion Plasma (Textfigur 15). Danach könnte man vermuten, daß bei Conjugationsreife nicht nur Kernteile abgestoßen, sondern auch Plasmateile ausgeschieden werden und man könnte dieses Plasma als eine Art Restkörper bezeichnen. Leider ist dieser Fall trotz aller Nachforschungen der einzige seiner Art geblieben.



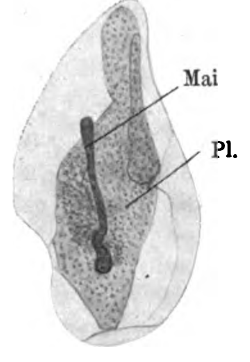
Textfig. 15.
Cyste mit ausgestoßenem Plasmarest.
Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

c) Pseudocystenbildung.

Versuche über den Einfluß tiefer Temperatur auf den Encystierungsvorgang führten zur Entdeckung einer Erscheinung, die ich Pseudocystenbildung nennen möchte. Bei flüchtiger Betrachtung sieht ein so entstandenes Gebilde einer Cyste sehr ähnlich, nur verändern sich die äußeren Umrisse nicht, sondern es bleibt die typische *Blepharisma*-Form bestehen. Cystenähnlich ist der Organismus durch eine große durchsichtige Zone, die einen dunkleren „Kern“ umgibt

Digitized by Google

(Tafelfig. 16). Eine genauere Untersuchung ergibt folgenden Tatbestand: Blepharismen, die auf hohlgeschliffenen Objektträgern tiefen Temperaturen von 3—4° ausgesetzt wurden, waren nach 24 Stunden meist in Pseudocysten umgewandelt: Während die Pellicula und ihre Strukturen, auch die Cilien, völlig unverändert bleiben, wurden die Tiere farblos. Das Plasma hatte sich von der Pellicula gelöst und um den Macronucleus gesammelt, der intakt in gestreckter Form im Plasma lag (Textfig. 10), nur am Cytopharynx bestand noch eine Verbindung mit der äußersten Körperschicht. Bemerkenswert ist, daß diese Veränderung rückgängig zu machen ist: Werden die Tiere vorsichtig in höhere Temperaturen gebracht, dann tritt zunächst eine rötliche Farbe auf, das Zeichen neubelebter Stoffwechsel vorgänge, und bald beobachtet man Flüssigkeitsströmungen in der protoplasmalosen Zone, die allmählich ausgefüllt wird. Von dieser Zeit an sind Bewegungen an dem Tier sichtbar. Von vornherein ist die Parallele auffällig, die zur Encystierung besteht. Hier wie dort



Textfig. 10.

Textfig. 10. Pseudocyste, total. Comp. Oc. 12, Apochr. 16 mm.

verfallen nur die großen dicken Formen diesem Formwechselvorgang; die kleinen bewegen sich ungestört in dem Medium weiter. Zwar sind fast alle Individuen farblos, aber das ist eine Wirkung der tiefen Temperatur, die den Stoffumsatz lähmt. Wegen dieser Übereinstimmung von Cysten- und Pseudocystenbildung müssen wir auch hier einen in eine besondere Richtung gedrängten Plasmazustand annehmen, der die kleinen Formen nicht erfaßt. Das Zustandekommen der merkwürdigen Form einer Pseudocyste ist vielleicht so zu erklären, daß auf der einen Seite die Pellicula starr wird, ein Zustand, der auch bei Encystierungsreife eine gewisse Rolle zu spielen scheint. Auf der anderen Seite machen sich alle Folgen der tiefen Temperatur auf die Ernährung bemerkbar. Nun werden aber Hungerformen schlank und es löst sich infolgedessen das Plasma von der starren Pellicula, die dabei stellenweise nach innen gezogen wird. Eine weitere Parallele besteht in der völligen Passivität des Kerns bei dem Vorgang. Trotz dieser Parallelen ist aber die Bedeutung eine grundverschiedene: Sahen wir die Encystierung als einen Plasmaregulationsvorgang an, so ist die Pseudocyste das Resultat zweier verschiedener zufällig zusammenwirkender Kräfte, deren Wirken hier sehr klar zutage tritt.

Digitized by Google

Das Verhalten wirklicher Cysten, die während der Encystierung tiefen Temperaturen ausgesetzt wurden, ist ein ganz anderes. Sie bleiben immer auf dem Stadium stehen, in dem sie waren, als sie der Kälte ausgesetzt wurden und es gibt keinerlei Übergänge zur Pseudocystenbildung.

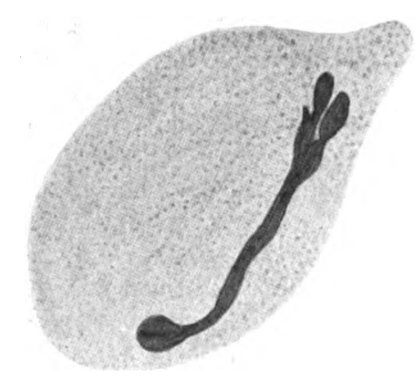
d) Depression und Hunger.

Der Formenkreis von *Blepharisma undulans* wäre unvollständig gezeichnet, wollte ich nicht der Typen gedenken, die vorwiegend durch Depression und Hunger ihre Gestaltung erfahren. Die Anfänge der Depression treten in der übermäßigen Vergrößerung der Individuen bei Massenentwicklung in einer Population zutage. Die gleichzeitig herabgesetzte Nahrungsmenge führt zu ungleichen Teilungen. Als ihr Produkt treten nahezu kugelige Individuen auf, deren Entoplasma durch Vakuolen fast verdrängt ist. Das Peristom ist klein, jedenfalls immer weniger ausgebreitet, als bei der Normalform. Der Kern, den diese Individuen erhalten haben, ist oft atypisch gestaltet, ein fast gestaltloses Derivat des mütterlichen Kerns. Wie kommen diese Formen zustande? Die durch übermäßige Plasmavakuolisierung geblähten Formen werden bei der Teilung ungleich durchgeschnürt, da die Ringfurche an ihrer normalen Teilungsstelle nicht einschneiden kann. Dadurch verschiebt sich die Teilungsebene apikalwärts und schnürt hier entweder die kleinen, aber normalen, oder die kugeligen abnormen Teilprodukte ab, die dadurch eine verminderte Kernmasse zugeteilt erhalten. Neben diesen häufigen Erscheinungen treten eine Menge der bizarrsten Formen infolge der Metabolie des *Blepharisma*-Plasmas auf, die im Dauerpräparat ihre eigentümliche Gestalt verlieren. Dagegen erhalten sich abnorme Kerne im Präparat. Sie sollen nunmehr genauer besprochen werden: Als niedrigste Stufen der Depression sind die stärker vakuolisierten Plasmaformen anzusprechen. Diese Vakuolen zerreißen den Kern vielfach in ungleiche Teile (Textfig. 11 b, c), denen nach Teilung ungleiche Plasmateile entsprechen. Eine höchste Stufe der Kernveränderung als Folge depressiver Zustände sind sogenannte verzweigte Kerne. Gewöhnlich war der hantelförmige Kern an einem oder an beiden verdickten Enden gespalten (Textfig. 11 a). Über die Ursachen dieses Vorganges ist nichts Bestimmtes zu sagen. Mir scheint wahrscheinlich, daß Kleinkernteilungen verbunden mit ihrer Loslösung von der Kernmembran auch die Großkernmasse auseinanderziehen und deshalb an den kompakten Kernenden die Spaltung beginnt. Überhaupt ist die

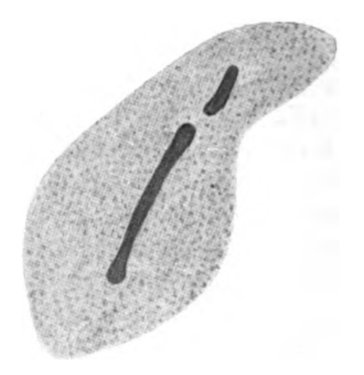
Digitized by Google

regellose Verteilung der Großkernsubstanz das typische Zeichen von Depressionen. Das zeigen geschädigte Kerne, wie sie oft in meinem Material beobachtet wurden und wie Calkins einen in seiner Fig. 2 abbildet, allerdings in der Annahme, es sei ein Teilungskern. Aus solchen Formen sind auch verzweigte Kerne ableitbar.

Im Gegensatz zu solchen Kernen sind die Hungerkerne in ihrer typischen Form wenig verändert, nur meist stark verlagert. Das geschieht passiv, da die Größenabnahme hungernder Formen so be-



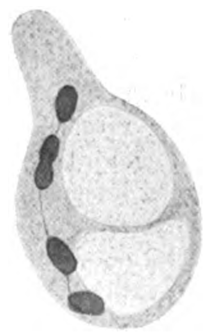
Textfig. 11 a.



Textfig. 11 b.

deutend ist, daß der in seinen Ausmaßen wenig veränderte Kern in dem kleinen Infusor keinen Raum mehr hat (Textfig. 1 k).

Wir beobachten in den Hungerformen zusammengelegte Kerne, deren Verdickungen sich mehr oder weniger nahekommen. Das Entoplasma ist fast ganz von wenigen großen Vakuolen verdrängt, die kontraktile Vakuole, die sich nicht mehr entleert, füllt einen bedeutenden Teil des Hinterendes aus, manchmal hängt sie wie eine selbständige Blase außerhalb des Tieres. Solche Formen sind sehr klein und vor allem übermäßig schmal. Ein anderes Bild bietet die Kombination von Hunger- und Depressionswirkungen. Solche Zellen sind klein und haben nichts mehr von der typischen *Blepharisma*-Zelle an sich. Aber auch der Kern hat jede Ähnlichkeit mit der ursprünglichen Form



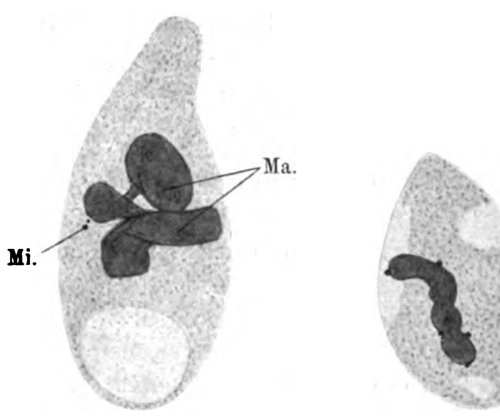
Textfig. 11 c.

Textfig. 11 a—c. Depressive Kern- und Plasmaform. Comp. Oc. 12, Apochr. 16 mm.

Digitized by Google

verloren (Textfig. 12a, b). So endigt hier die Reihe verschiedener Gestalten von *Blepharisma undulans* im Atypischen.

Eine dauernde Begleiterscheinung depressiver Kern- und Plasmazustände ist die auffallende Vakuolisierung des Plasmas. Es ist allerdings schwer zu sagen, wo die Grenze des Normalen ist. In gut gefütterten Populationen sind die Blepharismen voller Nahrungsvakuolen. Wenn bei starker Individuenvermehrung das Futter knapper wird, werden die Vakuolen doch nicht weniger zahlreich, sind aber nur mit wässrigem Inhalt gefüllt. Von jetzt ab kann man die abnorme Natur solcher Vakuolenbildung annehmen. Gleichzeitig nehmen die Formen enorm an Größe zu und die ganze Entwicklung mündet in Cystenbildung aus. Nun gibt es aber einige Fälle, wo der entgegengesetzte Verlauf, also Vakuolenschwund eintritt. Es geschieht das zur Zeit der Teilung, wenn der Mund vorübergehend geschlossen ist, ebenso bei der Encystierung, wo durch den Mundverschluß keinerlei Vakuolenneubildung stattfindet. Wichtig zum Verständnis des Ganzen ist ein dritter Fall von Vakuolenschwund: Bringt man Blepharismen in tiefe Temperaturen, dann beobachtet man, wie die adorale Wimperzone die Bewegung einstellt, während die Körpercilien unvermindert weiter schlagen. Durch die Einstellung des Peristomwimperschlages ist der Zustrom von Flüssigkeit zum Cytopharynx aufgehoben und damit die Vakuolenbildung. Die entscheidende Frage ist nun, wie die Vakuolen sich im Entoplasma so anreichern können, daß sie die äußere Form der Tiere verändern. Ich will im folgenden den Versuch einer Erklärung machen: Während unter günstigen Ernährungsbedingungen ein Strom von Nahrung durch den Infusor zieht, werden bei Mangel an festen Nährstoffen und bei Anreicherung der Individuen gelöste Gase und Salze in den Flüssigkeitsvakuolen vorwiegend durch den Körper befördert. Es wäre nun denkbar, daß diese Gase und Salze im



Textfig. 12a. Textfig. 12b.
Textfig. 12a u. b. Hungerformen.
Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

Digitized by Google

Übermaß und bei Fehlen organismischer Antagonisten Lähmung der Exkretionsfunktion herbeiführten. Damit wäre die Anreicherung mit Flüssigkeitsvakuolen erklärt. Durch den häufig folgenden Encystierungsvorgang würde das Plasma wieder gereinigt und die normale Funktion auch der Exkretvakuole ermöglicht. Ob dem so ist, ließe sich vielleicht untersuchen, wenn es gelänge, den Rhythmus der Vakuole unter normalen und Depressionsbedingungen zu vergleichen. Allerdings müßte die Wimperbewegung des Mundapparates gleichmäßig bleiben. Dazu stimmt die Beobachtung gut, daß *Blepharisma* in nahrungsarmen, Encystierung bedingenden Medien mindestens ebenso intensiv wie unter normalen Verhältnissen die Strudelbewegung ausführt.

e) Experimentelle Conjugation.

Als Abschluß dieser Untersuchungen möchte ich in Kürze über Versuche berichten, die experimentelle Vereinigung conjugationsreifer Formen und wilkürliche Trennung von Conjuganten zum Ziele hatten. Als ich die ersten Beobachtungen an Aufgüssen anstellte, sah ich oft, wie unter dem Mikroskop schlagartig gleichzeitig mehrere Paare zusammentraten. Da sie im eingeschliffenen Objektträger untergebracht waren, vermutete ich, daß Verdunstung eine gewisse Salzkonzentration schaffe und darauf die Blepharismen mit Vereinigung reagierten. Merkwürdigerweise konnte ich diese Beobachtung lange Zeit nicht wiederholen und nahm deshalb an, daß die hohe Lufttemperatur des Untersuchungsraumes bei den ersten Befunden ausschlaggebend gewesen sei. Weiterhin wurden die Zuchten in feuchten Kammern bei ca. 30° C gehalten und am 12. 4. 22 konnte bei einer Zucht, die vom 1. 4. ab geführt wurde, das Zusammentreten von 8 Paaren unter dem Mikroskop beobachtet werden. Daneben sah man Paare, die einige Sekunden scheinbar verbunden nebeneinander herschwammen, dann sich aber trennten. Andere wurden bei Übertragung auf einen anderen Objektträger durch das Umpipettieren oder infolge etwas abgeänderter Zusammensetzung des Mediums getrennt. Das konnte hier noch nicht entschieden werden. Der Klon, in dem diese Conjuganten auftraten, fiel durch die verschiedene Größe seiner Glieder auf. Die Notwendigkeit der hohen Temperatur für das Gedeihen der Conjuganfen und die Vermehrung der Exconjuganten beweist ein Fall, wo ein Conjugantenpaar am 21. 4. isoliert wurde und am 1. 5. zwar getrennt gefunden wurde (seit wieviel Tagen war ungewiß), aber noch war keine Teilung eingetreten, dagegen waren beide Partner sehr

Digitized by Google

stark vakuolisiert. Tiefe Temperatur hatte die Weiterentwicklung, die sonst regelmäßig nach etwa 48 Stunden eintrat, zum Stillstand, aber nicht die Blepharismen zum Absterben gebracht. Im Anfang Mai gab es sehr warme Tage, die bekanntlich im Sommer 1922 selten waren und entsprechend häufte sich die Beobachtung von Conjuganten. Immer wieder war festzustellen, daß ganz plötzlich die Vereinigung zustande kam, einmal waren es 6 Paare, ein anderes Mal 15. Die Vereinigung erfolgte stets erst einige Minuten nach Entnahme des Objektträgers aus der feuchten Kammer. Die einzige große sommerliche Hitzewelle des Jahres trat Ende August auf Das Protokoll vermerkt in dieser Zeit stärkere Conjugationsneigung. die sich in Nebeneinanderschwimmen und in kurzfristigen Vereinigungen äußert. Am 22. 8. berichtet das Tagebuch von neuen Conjugationen: Acht Paare wurden gleichzeitig beobachtet, teils gleich große, teils große und kleine Partner. Betreffs der Einzelheiten des Vorgangs sei berichtet, daß das Zusammentreten einen Vergleich mit der Vereinigung zweier Magneten herausforderte, oft gleiten die Partner nebeneinander auf kurzen Strecken auf und ab, oft folgt der kleinere dem größeren. Mit den Augustconjuganten wurde der Versuch angestellt, experimentell eine Trennung der Partner durchzuführen. CALKINS hatte kürzlich (1921) Conjuganten von *Uroleptus mobilis* zerschnitten und ihre Weiterentwicklung verfolgt, wobei sich herausstellte, daß auch ohne Kernaustausch eine Neubildung des Macronucleus erfolgt. Eine frühere Beobachtung hatte mich gelehrt, daß Conjuganten in abweichende Konzentrationen gebracht, sich trennen. So gelang es mir, ein Conjugantenpaar, das soeben sich vereinigt hatte, durch Überführung in eine Konzentration von 0,2 Proz. allmählich zu trennen, während sie bei 0,5 Proz. sofort platzten. Nach 15 Minuten waren die Partner getrennt und es war nun nur zu verfolgen, was weiterhin geschehen würde. Sie wurden in die alte Kulturflüssigkeit zurückversetzt, da das Verbleiben in der Conjugationsflüssigkeit Grundbedingung für die Weiterentwicklung ist. Nach 16 Stunden wurde ein Exconjugant (der andere war verloren gegangen) fixiert, es zeigte sich, daß die Kernerneuerungsvorgänge weiter abgelaufen waren, wahrscheinlich ohne Kernaustausch. Macronucleusanlagen waren vorhanden, die Kleinkerne stark geschwollen, ähnlich Textfig. 8f.

Diese Beobachtung ist insofern von theoretischer Bedeutung, als es danach nicht unwahrscheinlich ist, daß auch vorübergehende Berührung zweier conjugationsreifer Individuen ohne Kernaustausch bei *Blepharisma* zur Erneuerung des Macronucleus führt. Sollte

Digitized by Google

dieser Vorgang allgemeiner unter den Infusorien auftreten, so ist die Frage aufzuwerfen, ob die zahlreich in der Literatur geschilderten parthenogenetischen oder Endomixiserscheinungen auch auf dem hier beschrittenen Weg eine Erklärung finden können. Besonders möchte ich darauf hinweisen, daß Parthenogenese im Anschluß an Kulturwasserwechsel auftrat. Es ist Aufgabe einer späteren Untersuchung diese Frage zu klären.

Die allgemeinen Bedingungen der Conjugation lassen sich dahin zusammenfassen, daß bei hoher Temperatur nach einer Reihe von Teilungsschnitten unter ungünstigen Ernährungsbedingungen, die zu starker Verringerung der Teilungsgröße geführt haben, die Conjugationsreife erreicht ist, die dann zur Conjugation führt, wenn auch der umgebende Luftraum stark erwärmt ist und infolgedessen eine schnelle Verdunstung des Mediums und damit eine starke Anreicherung von Salzen oder Gasen stattfindet. Daß ohne diese erhöhte Lufttemperatur der Conjugationsvorgang nicht ausgelöst wurde, zeigten Versuche, wo conjugationsreife Formen auf heizbarem Objekttisch in verdunstendem Medium gehalten wurden. Kurz vor dem Eintrocknen der Flüssigkeit stieg die Conjugationsbereitschaft aufs höchste, die Verbindung kam aber nicht zustande, denn ein letzter auslösender Faktor fehlte, eine höhere Lufttemperatur, die die Verdunstung beschleunigte.

Zusammenfassung der Resultate.

Der Leitgedanke dieser Untersuchungen war die schon früher vertretene Ansicht, daß, wenigstens bei niederen Tierformen, die Gestaltungsprozesse keineswegs in dem Maße fixiert sind, wie es von den Morphologen meist stillschweigend angenommen wird, und daß die sog. typische Gestaltung gegenüber allem übrigen nur insoweit bevorzugt ist, als ihr für gewöhnlich die entsprechenden Bedingungen zur Verfügung stehen: Es gibt bei den Formen, die ich im Auge habe, keine „normale“ Form oder Funktion, die dazu noch erblich fixiert ist, sondern der Bereich der genotypischen Grundlage ist bedeutend beschränkter als zumeist angenommen wird.

Unter den Botanikern hat auf diesem Gebiete des Experimentes GEORG KLEBS bahnbrechend gewirkt, und als Motto zu den vorliegenden Untersuchungen könnte der Satz gelten, den der Forscher in seiner Schrift „Über Probleme der Entwicklung“ (1904) aufführt: „Die typische oder gewöhnliche Entwicklung bedeutet nur einen kleinen beschränkten Ausschnitt aus der Fülle der möglichen Gestaltungen“. KLEBS setzt in dieser Arbeit auseinander, daß es nicht

Digitized by Google

angeht, nur äußere und innere Bedingungen zu unterscheiden, sondern daß eine Dreiteilung erfolgen muß: Spezifische Struktur, innere und äußere Bedingungen. Die äußeren Bedingungen wirken auf die inneren und diese auf die spezifische Struktur, deren Reaktionsnorm man als erblich festgelegt annehmen kann. Es ist klar, daß diese Dreiteilung ein besseres Bild von den physiologischen Vorgängen im Organismus entwirft. Das hat KLEBS an zahlreichen Beispielen aus dem Bereich der niederen und höheren Pflanzen dargelegt. Zum Beweise, daß diese Anschauung auch für das Tierreich Geltung hat, möchte ich nur einen Vorgang der vorliegenden Untersuchungen in dieser Weise analysieren, die Cystenbildung: Wir sahen, daß die Außenbedingungen allein nicht entscheidend für diesen Vorgang sind, sonst müßten gleichmäßig alle Individuen zur Cystenruhe übergehen. Es bedarf einer Formung der inneren Bedingungen, in unserem Falle durch vorausgegangene reichliche Nahrungsaufnahme und starke Vakuolisierung, die dann ihrerseits die spezifische Struktur von *Blepharisma* derart beeinflussen, daß Cystenbildung veranlaßt wird. Man sieht: erst unter diesem Gesichtspunkt ist der Vorgang ganz zu verstehen.

Gemäß dem oben angeführten Zitat haben wir gesehen, daß für recht verschiedene Bedingungskomplexe die Lebensfähigkeit unseres Versuchsobjektes sich erweisen ließ, besonders wenn wir bedenken, mit welch groben Methoden wir heutzutage noch solche Fragen in Angriff nehmen müssen. Bei den Kombinationen, die sich einstweilen als lebenvernichtend herausstellten, können wir dies nicht für alle Zukunft erwarten.

Neben diesem allgemeinen Ergebnis sind noch folgende speziellere zu erwähnen:

1. Über die Wirksamkeit der einzelnen Außenfaktoren lassen sich nur relative Angaben machen, weil nicht alle Faktoren einer exakten Prüfung zugänglich sind.

2. Die Hauptnahrung von *Blepharisma* sind Bakteriengemische, größere Formen sind nur Gelegenheitsnahrung.

3. Die Teilung (Kernteilung) kann als eine Befreiung von Schädigungen aufgefaßt werden, die durch den normalen Stoffwechsel im Organismus entstehen.

4. Die Encystierung ist ein plasmatischer Reorganisationsvorgang. Kernreorganisation hat damit nichts zu tun.

5. Pseudocystenbildung ist ein Vorgang, der durch zwei zufällig gleichzeitig auftretende Faktoren zustande kommt und jederzeit rückgängig zu machen ist.

Digitized by Google

6. Die depressiven Wirkungen werden am Kern durch weitgehende Deformierung und Neugestaltung dieses Organells sichtbar, am Plasma durch Vakuolenbildung, am ganzen Organismus durch Gestaltänderung.

7. Hungerwirkung läßt den Kern unverändert, höchstens wird er passiv verlagert. Am Plasmakörper ist Hunger durch Verschmälerung und enorme Größenreduktion sichtbar. Kombinierte Hunger- und Depressionswirkung führt zu völlig atypischen Formen.

8. Die Conjugation von *Blepharisma* kann wahrscheinlich auch ohne Kernaustausch, nur durch Plasmaverschmelzung zu einer Reorganisation des Großkerns führen.

Königsberg (Pr.), im Januar 1923.

Nachtrag.

Während der Drucklegung dieser Arbeit erschien eine Abhandlung von Th. v. Brand: „Die Encystierung bei *Vorticella microstoma* und bei hypotrichen Infusorien“ (diese Zeitschrift Bd. 47, 1, 1923), die nicht mehr berücksichtigt werden konnte. Nur auf einige abweichende Auffassungen sei kurz hinzuweisen: So ist meines Erachtens der Versuch zur Prüfung der Wirkung der Stoffwechselprodukte anfechtbar, denn sicherlich werden diese Stoffe, vor allem die gasförmigen, dadurch verändert, daß die Flüssigkeit vor dem Versuch durchlüftet wird.

Die Beziehung zwischen Encystierung und Conjugation wird klarer, wenn man beide auf verschiedene Ursachen zurückführen kann, dann ist auch nicht notwendig die Conjugation als „eine Herausverlegung des Reorganisationsvorganges aus der Cyste“ anzusehen. Encystierung hat mit dem „Senilitätsprozeß“ des Macronucleus nichts zu tun.

Als äußere Faktoren der Cystenbildung nennt Verf. Hunger und O_2-Mangel. Ersterer spielt sicherlich (im Gegensatz zu *Blephaasma*) eine bedeutende Rolle. Wirkung von O_2-Mangel und von Stoffwechselprodukten wird nicht leicht zu trennen sein.

Wichtig ist die Bestätigung, daß Encystierung kein cyklischer Vorgang ist, und daß Reorganisationsvorgänge im Sinne von Fermor in der Cyste nicht beobachtet wurden, eine Tatsache, die ich 1922 schon betont habe in einer Mitteilung, die dem Verf. entgangen zu sein scheint. (Verh. Deutsch. zool. Ges. 1922.)

Stolte.


Digitized by Google

Literaturverzeichnis.

1) Arcichoskiy, V.: Über das Zoopurpurin, ein neues Pigment der Protozoa (Blepharisma lateritia). Arch. f. Protistenk. Bd. 6 1905.

2) Borresch, K.: Die komplementäre chromatische Adaptation. Arch. f. Protistenk. Bd. 44 1920.

3) Bresslau, E.: Die experimentelle Erzeugung von Hüllen bei Infusorien als Parallele zur Membranbildung bei der künstlichen Parthenogenese. „Die Naturwissenschaften" Bd. 9 1921.

4) —: Neue Versuche und Beobachtungen über die Hüllsubstanz und Hüllenbildung der Infusorien. Verhandl. d. Zool. Ges. 1921.

4a) —: Zur Systematik der Ciliatengattung Colpidium. Zool. Anz. Bd. 55 1922.

5) Buder, J.: Zur Biologie des Bacteriopurpurins und der Purpurbakterien. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 58 1919.

6) Bütschli, O.: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. Frankfurt Bd. 10 1876.

7) —: Protozoa. Bronn's Klassen u. Ordn. 1887—89.

8) Calkins, G. N.: The paedogamous conjugation of Blepharisma undulans. Journ. of Morph. Vol. 23 1912.

9) —: Encystment of Didinium nasutum. Science N. S. Vol. 43 1916.

10) —: Uroleptus mobilis Engelm. IV. Effect of cutting during conjugation. Journ. Exp. Zool. Vol. 34 1921.

11) Cienkowsky: Über Cystenbildung bei Infusorien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 6 1855.

12) Eyferth, Schönichen, Kalberlah: Einfachste Lebensformen. 4. Aufl. Braunschweig 1909.

13) Fabre-Domergue: Recherches anatomiques et physiologiques sur les Infusoires ciliés. Annales Sc. Nat. T. 5 1888.

14) Fermor, H.: Die Bedeutung der Encystierung bei Stylonychia pustulata. Zool. Anz. Bd. 42 1913.

15) Goodey, T.: The excystation of Colpoda cucullus from its resting cysts and the nature and properties of the cyst membranes. Proc. Roy. Soc. Vol. 86 1913.

16) Johnson, H. P.: A contribution to the Morphology and Biology of Stentors. Journ. of Morph. Vol. 8 1892.

17) Khainsky, A.: Zur Morphologie und Physiologie einiger Infusorien auf Grund einer neuen histologischen Methode. Arch. f. Protistenk. Bd. 21 1911.

18) Klebs, G.: Über Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralbl. Bd. 24 1904.

19) Klitzke, M.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernentwicklung bei den Ciliaten. Arch. f. Protistenk. Bd. 36 1916.

20) Maier, N.: Über den Wimperapparat der Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 2 1902.

21) Penard, E.: Etudes sur les Infusoires d'eau douce Génève. 1922.

22) Perty: Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern 1852.

23) Prowazek, S. v.: Der Encystierungsvorgang bei Dileptus. Arch. f. Protistenk. Bd. 3 1904.

24) —: Einführung in die Physiologie der Einzelligen. Leipzig und Berlin 1910.

Digitized by Google

25) Spek, J.: Der Einfluß der Salze auf die Plasmakolloide von Actinosphaerium Eichhorni. Acta Zoologica 1921.
26) Stein: Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig 1867.
27) Stolte, H. A.: Verlauf, Ursachen und Bedeutung der Encystierung von Blepharisma undulans. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1922 a.
28) —: Der Einfluß der Umwelt auf Macronucleus und Plasma von Stentor coeruleus Ehrbg. Arch. f. Protistenk. Bd. 45 1922 b.
29) Watters, Fl.: Size Relationships between Conjugants and Nonconjugants in Blepharisma undulans. Biol. Bull. Woods Hole Vol. 23 1912.
30) Woodruff, L. L.: Observations on the Origin and Sequence of the Protozoan Fauna of Hay infusions. Journ. Exp. Zool. Vol. 12 1912.

Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen mit Ausnahme der Fig. 1 sind mit Leitz' Zeichenapparat entworfen und auf $^3/_4$ verkleinert dargestellt. Wo nichts vermerkt, Optik: Leitz, Wetzlar.

Abkürzungen: A = Zellafter, An = Anlagen des Makron, AW = adorale Wimperspirale, B = Basalkörperchen, C = Cilien, Ek = Ektocyste, En = Entocyste, Fl = Flüssigkeitsvakuole, KM = Kernmembran, M = Myoneme, Ma = Macronucleus, Mi = Micronucleus, NU = Nucleolen, NV = Nahrungsvakuolen, Ph = Cytopharynx, Pl = Plasma, PV = pulsierende Vakuole, T = Trichocyste, UM = undulierende Membran, V = Vakuole, Z = Zwischenstreifen.

Tafel 10.

Fig. 1. *Blepharisma undulans.* Totalansicht nach dem Leben. Vergr. etwa 730 fach. Comp. Oc. 8, Apochr. 3 mm.

Fig. 2. Ausschnitt aus der Pellicula, Breßlaufärbung. Comp. Oc. 4, Zeiss hom. Imm. 1,5 mm.

Fig. 3. Querschnitt durch das Ektoplasma, Heidenhains Hämatoxylin. Comp. Oc. 4, Zeiss hom. Imm. 1,5 mm.

Fig. 4. Trichocysten (Osmiumsäure). Comp. Oc. 8, Zeiss hom. Imm. 1,5 mm.

Fig. 5. Cilien aus der adoralen Zone, Hämalaun. Comp. Oc. 8, Zeiss hom. Imm. 1,5 mm.

Fig. 6. Unterer Teil der adoralen Zone mit Übergang in den Pharynx, Längsschnitt. Comp. Oc. 8, Apochr. 3 mm.

Tafel 11.

Fig. 7. Mündung der adoralen Wimperzone und der undulierenden Membran im Pharynx vom Analpol aus gesehen, Querschnitt. Comp. Oc. 8, Apochr. 3 mm.

Fig. 8. Unterer Teil der undulierenden Membran und Mündung in den Pharynx, Längsschnitt. Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

Fig. 9. Querschnitt durch *Blepharisma undulans* in der unteren Hälfte des Peristomfeldes vom Analpol gesehen. Comp. Oc. 8, Apochr. 3 mm.

Fig. 10. Querschnitt durch die untere Hälfte von *Blepharisma undulans.* Comp. Oc. 12, Apochr. 16 mm.


Digitized by Google

Fig. 11. Querschnitt nahe dem Analpol mit Zellafter. Comp. Oc. 4, Apochr. 3 mm.

Fig. 12. Längsschnitt durch die obere Hälfte eines Macronucleolus mit Micronuclei. Comp. Oc. 8, ZEISS hom. Imm. 1,5 mm.

Fig. 13. *Blepharisma undulans* nach Breßlauverfahren gefärbt, rechte Seite. Photogramm, ZEISS Obj. E.

Fig. 14. *Blepharisma undulans* mit ausgestoßenen Trichocysten (Osmiumsäure). Photogramm, ZEISS Obj. E.

Tafel 12.

Fig. 15a. Ansammlung von lebenden Cysten mit hufeisenförmigen Kernen. Photogramm, ZEISS Obj. C.

Fig. 15b. Dasselbe stärker vergrößert. ZEISS Oc. 1, Obj. C.

Fig. 16. Pseudocyste total, LÖFFLER'sche Geißelfärbung. ZEISS Obj. C.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Kern und Kernteilung bei *Ceratium tripos.*

Von
Hans Schneider.

(Hierzu Tafel 13 und 4 Textfiguren.)

Die merkwürdige Kernteilung bei den Ceratien wurde zuerst von LAUTERBORN (1895) an *Ceratium hirundinella*, der bekannten Süßwasserform, mit den heute üblichen Mitteln untersucht. Dann veröffentlichten fast gleichzeitig V. JOLLOS (1910) und A. BORGERT (1910/11) Arbeiten, in denen die Kernteilung bei *Ceratium tripos* eingehend erörtert wurde. Außer einigen minder wichtigen Unterschieden in der Deutung der Kernbilder zeigen diese beiden Arbeiten zwei ganz erhebliche Widersprüche in bezug auf Fragen, die für die Auffassung der Kernteilung bei *Ceratium* bestimmend sind und daher dringend Aufklärung erheischen. Sie bestehen darin, daß

1. BORGERT eine Längsspaltung der Chromosomen auffiel, die JOLLOS nicht bemerkte, und

2. JOLLOS ein Centriol im Kern sah, dessen Vorhandensein BORGERT nicht feststellen konnte.

Im ersten Punkt stimmt JOLLOS, im zweiten stimmt BORGERT mit LAUTERBORN überein. *Ceratium hirundinella* hat G. ENTZ (1921) in einer größeren Arbeit erneut untersucht und ist dabei zu Ergebnissen gelangt, die sich im wesentlichen mit denen BORGERT's decken. Die Meerwasserform hat aber bisher keine neue Bearbeitung erfahren; deshalb habe ich jetzt der Kernteilung bei *Ceratium tripos* var. *subsalsa* OSTENFELD, bei der Form also, an der hauptsächlich



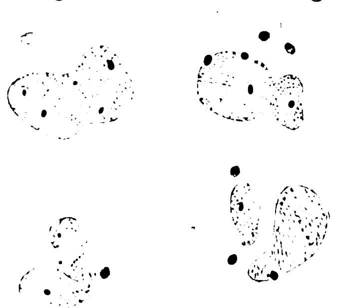
Borgert seine Beobachtungen anstellte, meine Aufmerksamkeit gewidmet. Auf die Zellteilung gehe ich in der folgenden Mitteilung nicht ein, da ich hierüber nichts Neues sagen und das früher Festgestellte (vgl. Borgert, 1910) nur bestätigen könnte.

1. Material.

Es standen mir zwei Fänge zur Verfügung, einer aus der Kieler Bucht vom September, ein anderer aus dem Großen Belt (Nyborg Fjord) vom Dezember. Letzteren besorgte mir in liebenswürdiger Weise Herr Dr. Blegnad, Assistent an der Dänischen Biologischen Station zu Nyborg auf Fünen. Der erste Fang war mit Flemming's Gemisch (sog. Bonner Mischung; vgl. Schneider 1922, S. 66), der zweite mit Schaudinn's Gemisch behandelt. Beide Mittel hatten den Kern gut fixiert.

In dem kleinen Fang aus der Kieler Bucht finden sich viele Kernteilungen; das dänische Material wies ihrer sehr wenige auf. Beide Fänge waren des Nachts eingebracht. Es wird sich daher wohl um Einflüsse der Jahreszeit handeln. In der Tat zeigt Lohmann's Zusammenstellung (Steuer 1910, S. 561), daß im September die Menge von Ceratien in der Ostsee noch ziemlich beträchtlich ist, daß also auch noch reichlich Teilungen anzutreffen sein werden, während im Dezember nur noch wenige Ceratien vorhanden sind.

Auffällig war es, daß in dem an mitotischen Kernteilungen so armen Fang von Dänemark sehr viele Kerne mehr oder weniger gelappt bis geteilt erschienen. In der Fig. 1 stelle ich einige solcher Kernformen zusammen. Es handelt sich hier offenbar um Erscheinungen, die den von Borgert (1910) auf seiner Taf. 3 in den Fig. 27—34 dargestellten weitgehend ähneln. Aber ich habe von einer Knospenbildung, die nach Apstein mit der direkten Kernteilung verbunden sein soll, nichts bemerkt. Dies kann Zufall sein; es handelt sich ja immerhin um einen einzelnen Fang. Es kann aber auch sein, daß die gezeichneten Kerne in vorübergehender Gestaltsveränderung begriffen waren, wie sie auch sonst häufig vorkommt (Schürhoff 1915, 1917), oder daß sich ein Zerfall bei ihnen vorbereitet, der vielleicht dem Absterben der Zelle vorangehen könnte.



Textfig. 1. Kernfragmentation.

Digitized by Google

2. Der ruhende Kern von *Ceratium tripos.*

Schon seit langem bestehen Meinungsverschiedenheiten über die Verteilung des Chromatins in den Kernen der Peridineen. In dem neuen Werke TISCHLER's findet man (S. 61, 62) die wichtigsten Schriften zu dieser Frage zusammengestellt. KLEBS (1912) und ENTZ (1909, 1913) weisen übrigens darauf hin, daß innerhalb der Peridineengruppe nicht überall die gleiche Chromatinanordnung bestehe. KLEBS sucht die Verschiedenheit auf ungleich weit getriebene Verknäuelung von Fäden zurückzuführen; nach meiner Ansicht geht das nicht an.

Was *Ceratium* anbelangt, so sahen BÜTSCHLI (1885), LAUTERBORN (1895) und JOLLOS (1910) im wesentlichen wabenförmige Anordnung des Chromatins im Kern. Eine etwas andere Ansicht wird von POUCHET (1883) für *Ceratium furca* und von ENTZ (1921) für *Ceratium hirundinella*, vertreten: das Chromatin ist nach ihnen bei den genannten Arten in Kügelchen in der Zelle verteilt, wie dies auch bei anderen Peridineen vorkommen soll (CHATTON, 1921). Nach BORGERT (1910, 1911) und KLEBS (1912) haben auch die ruhenden Kerne von *Ceratium* Chromatinfäden.

Man darf nicht denken, daß sich diese Ansichten ganz schroff gegenüberstehen. BÜTSCHLI sieht doch auch Fäden, die nur untereinander durch feine Wandverbindungen verbunden sind, so daß auf diese Weise ein lockeres Wabenwerk entsteht; und BORGERT, der Vertreter der anderen Ansicht, hat solche Querverbindungen zwischen den Fäden auch bemerkt (1910. S. 6). POUCHET fand neben Kernen mit einzelnen Chromatinkügelchen auch solche, bei denen solche Kügelchen zu Fäden vereinigt sind. Dasselbe berichtet ENTZ (1921) von seinem Objekt, und er sieht diese Fadenbildung als den Beginn der Kernteilungsvorgänge an.

Zu dieser letzteren Ansicht bin auch ich gelangt. Die Arbeit von ENTZ regte mich an, auch auf die Cystenkerne von *Ceratium tripos* zu achten. Ich habe eine ganze Menge solcher studiert und fand bei ihnen Körnchen, die oft allein lagen, sehr häufig aber auch sehr zarte, dünne Verbindungen vom Verhalten des Chromatins aufwiesen. Eine unmittelbar erkennbare fädige Anordnung war in solchen Cystenkernen meist nicht festzustellen; zuweilen war sie aber zweifellos vorhanden. Bei den Zellen von *Ceratium tripos* dagegen fand sich der ersterwähnte Aufbau selten, am meisten noch in dem Fang aus dem Belt; in der größten Mehrzahl der Zellen war das Chromatin fadenförmig angeordnet; die Fäden glichen meist Perlschnüren. Eine so regelmäßige und feine Wabenstruktur, wie sie JOLLOS (1910) in

Digitized by Google

seiner Fig. 42 wiedergibt, habe ich nicht angetroffen. Die Perlschnurform der Fäden kam mir dann, wenn die Kernteilung in vollem Gang ist, höchstens in Ausnahmefällen noch zu Gesicht. Meine Objekte zeigten da fast ausschließlich glatte Fäden; ich verweise auf die unten folgenden Figuren. Ein Bild, wie es Jollos etwa in seiner Fig. 51 bietet, mutet, daneben gehalten, fremdartig an. Ich möchte den Unterschied erklären durch die Annahme, daß Jollos chromatinarme Zellen vor sich gehabt habe, deren Chromosomen sich infolgedessen recht zart und sozusagen mit Chromatin nicht ausgefüllt zeigten.

Übrigens bin ich mit Borgert (1910, S. 6) der Meinung, daß die Fadenstruktur der Kerne dort, wo sie vorhanden ist, oft verkannt worden ist. Borgert's Beobachtung, daß die Fäden sich bei Betrachtung der Zelle von der dorsalen oder ventralen Seite aus mit ihren Enden zeigen und nur darum als rundliche Punkte erscheinen, ist durchaus richtig und auch sein Verfahren zur Feststellung dieses Verhaltens, nämlich das Heben und Senken des Mikroskoprohres, wobei dann diese Punkte auf der Stelle bleiben und die hellen Durchsichten nicht verschwinden, finde ich recht zweckmäßig. Es gelingt aber auch, die Zellen unter dem Deckglas durch Lüften des Randes ins Rollen zu bringen; und hat man als Beobachtungsflüssigkeit Zedernholzöl oder Benzylalkohol — Mittel, die ich meist gebraucht habe — so rollen die Zellen gelegentlich so langsam, daß man Zeit hat, schnell das Bild solcher Kerne von der Seite zu erfassen und dabei die Fadenstruktur festzustellen.

Wir finden also bei *Ceratium* Kerne, in denen das Chromatin in Körnchen verteilt ist, und andere, in denen es in Fadenform auftritt. Nach den Beobachtungen an Cysten kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die ersteren im ruhenden Zustand sind. Ich bin durchaus mit Tischler der Ansicht, daß es sich um bloße Gradunterschiede in der Entmischung der Kernstoffe handelt, wenn man einerseits getrennten Chromatinkügelchen, andererseits zusammenhängenden perlschurartigen Fäden begegnet. Es ist aber wichtig, festzustellen, daß meistens die Chromatinfäden der Kernteilung bei *Ceratium* von einem Teilungsschritt zum anderen erhalten bleiben.

Daß bei *Ceratium* meist die fädig gebauten Kerne beobachtet werden, läßt sich verstehen. Im allgemeinen wird man ja zum Studium der Kernteilungen Sommer- und Spätsommerfänge benutzen; dann ist *Ceratium* in unzähligen Exemplaren leicht zu bekommen, dann kann man am sichersten auf die gewünschten Zustände rechnen. In der Tat, trifft man die richtige Stunde für den

Digitized by Google

Fang, so geht es, wie bei meinem Kieler Material: die meisten Ceratien weisen deutlich erkennbar irgendein Kernteilungsbild auf. Dies erinnert an Beobachtungen, die man an Wurzelspitzen macht, wenn man diese in einem günstigen Augenblick fixiert hat; auch in ihnen ist jeder Kern in Umwandlung begriffen, so daß man von denen, die in ihrem Aussehen sich noch am meisten dem Ruhezustande nähern, neuerdings gesagt hat, sie seien in „Interphase“ (Lundegårdh, 1913). Das heißt nicht anders, als daß sie gar nicht in die eigentliche Teilungsruhe eintreten. Dieser Ausfall der Kernruhe nun liegt, wie gesagt, auch bei lebhaft sich vermehrenden Ceratien vor. Es ist deshalb kein Wunder, wenn sich in solchem Material die etwa vorhandenen Kerne, deren Chromatinpunkte sie als ruhend kennzeichnen, leicht der Beobachtung entziehen; sie tun es um so eher, als ja die fädig gebauten Kerne, wie oben besprochen, leicht punktigen oder wabigen Bau vortäuschen.

Über die Nucleolen möchte ich kurz bemerken, daß ich sie so fand, wie sie Borgert für das gleiche Objekt beschreibt: meist mehrere, von einem chromatinfreien Hof umgeben, zum Teil aus dem Kern hervorragend. Zu dem letzten Umstand wäre noch zu sagen, daß ich einen völligen Austritt der Nucleolen aus dem Kern nicht beobachtet habe.

3. Die Teilung des Kernes.

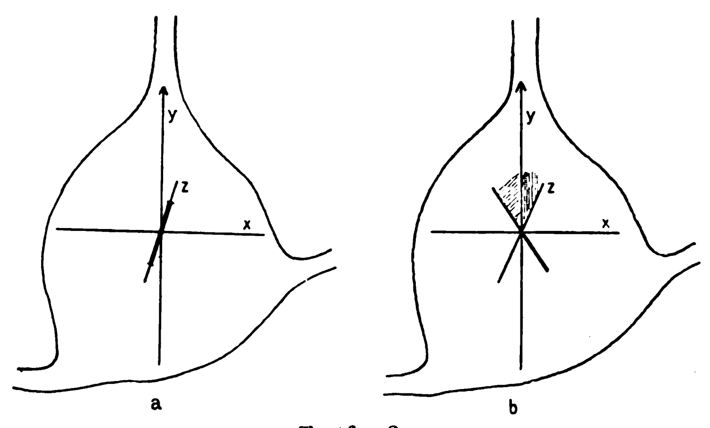
a) Vorbereitung.

Daß eine solche stattfindet, hat Jollos nicht bemerkt; Borgert dagegen beschreibt ausführlich ein Kernbild, das er als Knäuelstadium bezeichnet. Diesen Zustand habe auch ich beobachtet. Ich behalte die Bezeichnung Borgert's bei; eine Verwechselung mit der Synapsis bei der Reduktionsteilung, die zuweilen auch einfach als Knäuel bezeichnet worden ist, wird ja ausgeschlossen sein.

Die lange vorher schon bestehenden Chromatinfäden im Kern müssen zur Bildung des Fadenbündels eine völlige Veränderung der Lage erfahren. In der schematischen Textfig. 2 habe ich das deutlich gemacht. Der Pfeil der y-Achse zeigt auf das Apikalhorn hin, die z-Achse gibt die dorso-ventrale Richtung an. Die Chromatinfäden liegen zuerst (Fig. 2, a) in der Richtung der z-Achse, nicht gerade völlig, aber doch annähernd parallel; daher sieht man sie, wie besprochen, bei Betrachtung der Zelle in Richtung der z-Achse als Punkte. Das spätere Fadenbündel liegt aber so, wie es Fig. 2, b andeutet, also annähernd in der xy-Ebene, den Winkel zwischen der

Digitized by Google

x-Achse und der y-Achse fast halbierend. Schematisch angesehen, müßte demnach jeder Kernfaden, um die neue Richtung zu bekommen, zunächst in der yz-Ebene um etwa 90°, dann in der xy-Ebene noch um etwa 45° gedreht werden. So mathematisch verfährt aber die Zelle nicht. Zunächst freilich scheint die Parallelität der Fäden wenigstens bezirkweise noch zu bestehen; die Kernfäden ziehen sich gruppenweise aus dem Innern heraus und biegen dabei ihre Enden um, so daß diese auf der Kernoberfläche liegen. So nur, glaube ich, lassen sich Bilder erklären, wie die Fig. 1, die etwa der Fig. 2 Borgert's entsprechen dürfte, eines vorführt: in der dorsoventralen Ansicht sieht man in dem schon etwas vergrößerten Kern Gruppen von parallelen Fadenstrecken. Im übrigen ist das Bild recht verworren. Die Gruppen haben nicht dieselbe Richtung. In



Textfig. 2.

vielen ist die Perlschnurstruktur noch erhalten. An anderen Stellen sieht man schon ziemlich lange gewundene, offenbar bereits paarige Fäden. Das nächste Stadium ist der vollendete Knäuel. Der Kern zeigt dabei ein so dichtes Durcheinander von paarigen Fadenstücken, die hier und da ins Plasma hineinragen, daß eine Durchsicht unmöglich ist. Fig. 2 sucht den Anblick bei hoher Einstellung wiederzugeben. Ich betone, daß man an jedem günstig liegenden Fadenstück die Paarigkeit deutlich erkennen kann; und so treten denn auch in die Bildung des Fadenbündels von allem Anfang an gepaarte Fäden ein.

b) Das „Fadenbündel“ und seine Veränderung.

Diese Stufe entspricht dem Zustand, den man bei der Kernteilung höherer Organismen als „Äquatorialplatte“ bezeichnet. Der

Digitized by Google

Ausdruck Bündel paßt aber hier besser. Die Fadenpaare stehen in der oben angegebenen Richtung (Textfig. 2, b) annähernd gleichgerichtet; die Fadenenden pflegen etwas zusammenzuneigen, so daß man auch von einer „Tonne“ sprechen könnte (Fig. 3). Fast unmittelbar nach der Bildung des Bündels teilt sich jedes Fadenpaar in der Mitte durch (Fig. 4 u. 5). An der Teilungsstelle krümmen sich die mittleren Fadenenden etwas um. Vielleicht setzt jetzt gerade eine Fadenverlängerung ein, für die auf diese Weise Platz geschaffen wird. Besonders deutlich wird die Krümmung, wenn die Fadenhälften anfangen auseinander zu weichen (Fig. 6). Auf dem Wege in die beiden sich bildenden Zellhälften strecken sich die Fäden aber gerade. Fig. 7 zeigt, daß eine Spindel nur in sehr schwacher Ausprägung auftritt, wie schon Borgert zeigte; in Wirklichkeit ist sie noch zarter angedeutet, als es die Figur wiederzugeben vermag. Die Figur soll noch zweierlei veranschaulichen; erstens das schnellere Auseinanderrücken der äußeren Kernfäden, zweitens die Verschiedenheit der Fadenrichtung in den beiden Kernhälften, womit eine Krümmung der spindelandeutenden Plasmastreifung verbunden ist. Dieser zweite Umstand hängt, wie mir scheint, damit zusammen, daß die Bündelhälften sich deutlich aus der xy-Ebene (Textfig. 2, b) entfernen; man sieht wenigstens bei der Betrachtung im Mikroskop das eine Halbbündel viel tiefer liegen als das andere. In Fig. 8 hat das dargestellte Teilbündel sein Ziel erreicht; es zeigt noch immer Doppelfäden. Das Nebenkörperchen ist auf dem Wege zurückgeblieben und liegt in der Nähe des zellteilenden Plasmaspalts. Jetzt erfolgt der Neuaufbau des Kernes. Sein Beginn ist in Fig. 9 dargestellt. Der neue Kern ist wieder etwas verkleinert. Die Fäden der Kernteilung behalten zunächst ihre Lage bei. Von der Paarigkeit, die bisher auffiel, ist nichts mehr zu sehen. Hingegen tritt die Perlschnurstruktur wieder zutage. Es ist somit so gut wie sicher, daß die Fäden der Kernteilung (Chromosomen) ohne vorherige Entmischung sogleich in die Fäden der relativen Kernruhe übergehen.

c) Nucleolen, Nebenkörper, Centriolen.

Die Nucleolen entziehen sich während des Knäuelstadiums dem Blick des Beobachters. In den Fadentonnen sieht man sie aber noch, wenn die Querteilung der Chromosomen einsetzt. Sie müssen dann aber sogleich aufgelöst werden, denn schon beim ersten Beginn der Fadenwanderung (Fig. 5, 6) sind sie verschwunden. Erst bei

Digitized by Google

dem Umbau der Kernhälften zu regelrechten Ceratiumkernen zeigen sie sich wieder.

Bezüglich des von Borgert entdeckten Nebenkörperchens kann ich das von diesem Forscher Gesagte bestätigen. Wichtig ist mir hier nur, daß es seine Lage zu der antapikalen Seite des Kernes bzw. der betreffenden Kernhälfte erst nicht ändert, also sich am Vorgang der Kernteilung nicht beteiligt, und daß es später verschwindet, also wahrscheinlich nicht in eine der Zellhälften aufgenommen wird.

Von einem „Nucleocentrosom“, wie es Jollos beschreibt, von seiner Teilung, von einer „Desmose“ habe ich nichts wahrgenommen. Die Fixierung, die angewandt worden war, hätte seinen Nachweis gestattet. Ich habe zur Färbung meist die Methode von Meves benutzt, aber auch die anderen in meinem Buch (1922) beschriebenen Verfahren angewandt, dabei noch die Dauer der verschiedenen Behandlungen mit Reagentien abgeändert. Es wollte sich aber nichts von dem Centriol zeigen. *Ceratium* hat kein Centriol, und Jollos ist wohl einem Irrtum zum Opfer geworden.

4. Besprechung der Centriolenfrage.

An dem letzten Satz möchte ich noch einige Bemerkungen anknüpfen. Man könnte sagen, ein negatives Ergebnis hebe ein positives nicht auf, oder — mehr ins Besondere gehend — ich sei persönlich nicht fähig gewesen, die Jollos'schen Nucleocentrosomen darzustellen. Daher weise ich zunächst darauf hin, daß Entz, der sich oft mit *Ceratium* beschäftigt hat und in seiner neuesten Arbeit (1921) bei *Ceratium hirundinella* dieselben Verhältnisse wie bei *Ceratium tripos* fand, bei jener Gattung keinerlei Centriol bemerkte. Man sollte auch meinen, es hätte doch schon Lauterborn, diesem ausgezeichneten Beobachter, auffallen müssen, wenn es vorhanden wäre. Ferner: meine Untersuchung hat die Angaben Borgert's fast Punkt für Punkt bestätigt. Dabei hat dieser peinlich sorgfältige Forscher nicht bloß das Chromatin, sondern auch andere Erscheinungen in der Zelle beachtet; sonst hätte er nicht das Nebenkörperchen gefunden, das allen früheren Beobachtern und auch Jollos entgangen war. Um so größeren Wert muß man seiner negativen Feststellung bezüglich der Centriolen beilegen.

Jollos steht also mit seinen Angaben allein. Mir scheint, er ist ihrer selbst nicht ganz sicher. Er schreibt nämlich (1910, S. 195) bei Besprechung der Nucleocentrosomen: „Immerhin ist der Unterschied“ [„von den übrigen chromatischen Körnern“] „kein so großer

Digitized by Google

daß die besondere Natur dieses Körperchen dadurch bewiesen würde." Nachher heißt es: „so gelingt ein solcher klarer Nachweis doch nur relativ selten"; „nur beim Vorhandensein einer Centrodesmose kann man sicher gehen". Aber letztere ist ein fragwürdiges Gebilde. Ich bringe sie in Beziehung zu der Angabe Borgert's (1910, S. 36), daß er „vielfach bei in Teilung begriffenen Kernen" seines Materials „in die Länge gestreckte, oft kommaförmige Nucleolen zwischen den Chromatinfäden sah."

Ich möchte nicht verfehlen, auf folgenden Widerspruch hinzuweisen, der auch für eine gewisse Unsicherheit in der Centriolenfrage Zeugnis ablegt. Jollos sagt in seiner Arbeit (S. 196), daß das Caryosom bei *Ceratium* „an Bedeutung sehr eingebüßt" habe. „Nicht nur bilden und teilen sich die Kernstränge selbständig, also häufig auch vor der Teilung des Nucleocentrosoms, sondern mitunter können sogar schon die Kernhälften weit auseinander gerückt sein, während das Nucleocentrosom noch als einheitliches Körperchen in der Mitte zwischen ihnen liegt." In der Besprechung aber, die der Vorführung der Präparate Borgert's auf dem 8. Internationalen Zoologen-Kongreß zu Graz folgte, äußerte Jollos (vgl. Borgert 1911), daß auch bei *Ceratium hirundinella* ein Nucleocentrosom vorhanden sei, das „ganz wie bei den marinen *Ceratium*-Arten den ersten Anstoß zur Kernteilung" gebe. Und Hartmann, der sich auch in seinem Büchlein über die Protistenkerne (1911) die Anschauungen Jollos' zu eigen gemacht hat, fügte hinzu, daß bei *Ceratium hirundinella* das Nucleocentrosom schon am Spätnachmittage sich teile, wo noch keine Kernteilungen stattfinden, „daß somit von diesem Gebilde die ganze Kernteilung eingeleitet wird". Das sind verzweifelte Unklarheiten, die nicht gerade auf Sicherheit der Beobachtung schließen lassen.

Es genügt wohl, solch unsicheren Angaben die eindeutigen negativen Befunde von Lauterborn und Entz für *Ceratium hirundinella*, von Borgert und von mir in dieser Arbeit für *Ceratium tripos* entgegenzustellen.

5. Besprechung der Chromosomenfrage.

Borgert, der als Erster den von ihm als Längsspaltung bezeichneten Vorgang bemerkte, sah sofort, daß das Zusammenwirken dieser Längsspaltung mit der zweifellos vorhandenen Querspaltung eine Verdoppelung der Chromosomenzahl bei jedem Teilungsschritt

Digitized by Google

zur Folge haben müsse, und er erörtert diese Folgerung ganz ausführlich. Seine früheren Erfahrungen bei der tripyleen Radiolarie *Aulacantha scolymantha* H. machten es ihm am wahrscheinlichsten, daß bei *Ceratium* auf die mitotische Teilung amitotische Kernhalbierungen folgen, die die notwendige Herabsetzung der Chromosomenzahl herbeiführen. Als sicher stellt er das aber nicht hin, schließt vielmehr mit den Worten: „Es dürfte nicht ganz leicht sein, für die Entstehung dieser Komplikation oder die Bedeutung, die der Erscheinung in dem Gang der Lebensprozesse zukommt, schon heute eine allgemein befriedigende Erklärung zu geben." Entz (1921) hält es für möglich, daß die Regelung der Chromosomenzahl so erfolgt, wie Borgert es vermutete, erwägt aber auch die Möglichkeit, daß die Fadenpaare nachher verschmelzen und so halb so viele Einzelfäden liefern.

Wir wollen verschiedene Möglichkeiten erörtern.

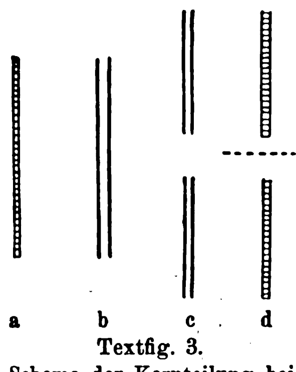
a) Wenn wirklich jeder Teilungsschritt eine Verdoppelung der Chromosomenzahl bewirkte und amitotische Teilungen diese nachträglich rückgängig machten, wie Borgert es sich zurechtlegte, so könnte man entweder annehmen, jeder Mitose folge eine Amitose, oder aber, nach mehreren Mitosen folge eine entsprechende Reihe von Amitosen. Bei der ersten Annahme müßte man soviele Amitosen wie Mitosen finden. Dies ist aber doch nicht der Fall, wenn auch Amitosen häufig sein mögen und eine gewisse Verschiedenheit der Chromosomenzahl bewirken. (Letztere gegen die Chromosomennatur der Kernfäden ins Feld zu führen, wie Jollos tut, ist nicht berechtigt; man vergleiche die Liste von Arten, bei denen Individuen oder Rassen Verschiedenheit der Chromosomenzahl zeigen, bei Tischler [1922, S. 609]). Nimmt man an, daß auf Mitosenperioden eine Reihe von Amitosen folgten, so müßte man Zellen begegnen, die das Zwei-, Vierfache usw. an Chromosomen aufwiesen. Man findet solche Zellen nicht. Die Ungleichheit der Chromosomenzahl ist nicht so groß. Es müßte sogleich auffallen, wenn man im Kern statt der über 200 Chromosomen mehr als 400 oder ein noch höheres Vielfaches anträfe. Die Versuche, sich die Sache mit Hilfe von Amitosen zurechtzulegen, müssen nach meiner Ansicht ganz aufgegeben werden.

Wir werden also den Vorgang der Kernwandlungen bei der Teilung selbst verantwortlich machen dafür, daß die Zahl der Kernfäden, wenn auch nur annähernd, dieselbe bleibt.

b) Entz hat mit Borgert angenommen, daß eine Fadenspaltung beim Beginn der Kernteilung die Fadenpaare liefere, und erwogen,

Digitized by Google

ab nicht durch spätere Wiederverschmelzung die „richtige“ Chromosomenzahl erreicht werde. Die Geschichte eines Einzelfadens nach dieser Vorstellung ist schematisch in der Textfig. 3 veranschaulicht. Der Faden (a) teilt sich längs (b), die beiden Hälften teilen sich quer (c), je zwei halbe Fadenstücke vereinigen sich wieder (d). Der letzte Vorgang müßte bei der Neubildung des Kerns vor sich gehen, denn man sieht bis zum vollendeten Auseinanderweichen der Bündelhälften noch immer Doppelfäden.



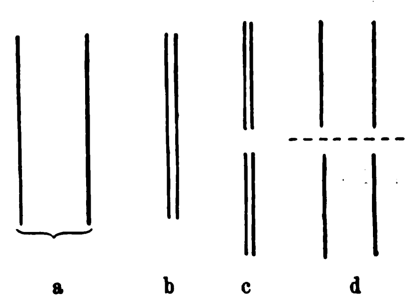
Textfig. 3.
Schema der Kernteilung bei Spaltung der Chromosomen.

c) Ich kann nicht behaupten, daß die unter b dargestellte Ansicht unrichtig sei oder sein müsse. Indessen hätte man doch ernstlich zu prüfen, ob denn die den Ansichten a und b zugrunde liegende Voraussetzung, daß die Kernfäden sich spalten, überhaupt zutreffe. Die unmittelbare Beobachtung liefert nicht den Beweis für die Spaltung; soweit es sich überhaupt beurteilen läßt, sind die im Knäuelstadium auftretenden Fäden von vornherein doppelt. Zur Vorsicht habe ich daher oben die nur beschreibenden Ausdrücke Paarigkeit oder Doppelheit gebraucht. Das Knäuelstadium ist sehr ungünstig für die Entscheidung der Sache. Daher wohl hat Borgert (1910, S. 39) sich die Frage vorgelegt, ob es sich nicht um paarige Zusammenlegung von Fäden handle. Er hält das aber doch „aus mehrfachen Gründen für ausgeschlossen. Von vornherein wäre zwar eine solche Annahme nicht ganz von der Hand zu weisen . . . ; allein es wäre bei der erheblichen Zunahme der Größe des Kerns . . . eine viel stärkere Auflockerung eines Gefüges zu erwarten.“ Ich halte diese Begründung nicht für ganz durchschlagend. Es würde sich doch immer nur um eine Annäherung, nicht um eine Verschmelzung zweier Fäden handeln, die nicht viel Auflockerung mit sich zu bringen braucht, um so weniger, als im Knäuelstadium noch eine Verlängerung der ursprünglichen Kernfäden erfolgt. Borgert hätte vielleicht als Beweismittel für die Entstehung der Doppelfäden durch Spaltung noch verwerten können, was er (1910, S. 29) über *Ceratium fusus* berichtet: „An den Fäden konnte ich . . . . bei genauerer Untersuchung eine äußerst feine helle Linie erkennen, die sie der Länge nach durchzieht.“ Man könnte tatsächlich diese Beobachtung so erklären, daß die Fäden gelegentlich schon vor dem eigentlichen Beginn der Kernteilung eine Spaltung aufwiesen. In-

Digitized by Google

dessen ließe sich darin auch einfach eine Bestätigung der Ansicht von Schütt und Dogiel (vgl. Tischler 1921, S. 61) vom röhrigen Bau der Fäden erblicken; denn eine gefärbte Röhre, die parallel zum Objekttisch des Mikroskops liegt, muß zwei durch eine hellere Linie getrennte dunkle Streifen zeigen. Kurz, die Spaltung der Kernfäden ist vorläufig durchaus unbewiesen.

Solange dies aber so ist, liegt es mindestens ebenso nahe, sich den Vorgang der Kernteilung bei *Ceratium* ohne die Annahme der Spaltung verständlich zu machen. Jedenfalls muß zunächst noch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß die Doppelheit der Kernfäden durch paarweise Annäherung von Einzelfäden zustande kommt, wie Borgert schon andeutete. Die Teilung verliefe dann in der Weise, die die Textfig. 4 schematisch darstellt. Zwei Einzelfäden (a) treten als Paar zusammen (b), teilen sich quer durch (c), und die beiden Partner entfernen sich bei der Neubildung der Kerne wieder voneinander (d). Etwas Auffälliges wäre die Paarigkeit der Kernfäden nicht; Strasburger u. a. (vgl. Tischler 1921, S. 644) haben oft angegeben, und ich selbst habe in einer früheren Arbeit (1913) beschrieben und abgebildet, daß sich in der Kernplatte vegetativer Zellen die Chromosomen oft paarweise angeordnet zeigen. Man denke auch an die Kernteilung von *Euglena*, die nach Tschenzoff (1916) in der Äquatorialplatte ebenfalls gepaarte Chromosomen vorführt. Verliefe der Vorgang nach dem angegebenen Schema, so fände gar keine Vierteilung der Kernfäden bei *Ceratium* statt, und eine Verdopplung ihrer Zahl bei jeder Teilung wäre von vornherein vermieden.



Textfig. 4. Schema der Teilung bei Nichtspaltung der Kernfäden.

Will man zwischen den Möglichkeiten b und c entscheiden, so wird man sich an die Endstaffeln der Teilung zu halten haben, denn die Anfangsstufen werden durch die Knäuelung zu undurchsichtig gemacht. Man müßte vergleichen die Zahl der Kernfäden in den auseinanderweichenden Fadenbündelhälften und in den neugebildeten Kernen. Die einfache Betrachtung der *Ceratium*-Zellen in ihrer gewöhnlichen Lage in den Präparaten spricht zwar nicht für die Annahme b, sondern eher für c; sie läßt aber keine sichere Entscheidung zu. Eine solche läßt sich nur treffen an glücklich

Digitized by Google

geführten Schnitten, die die Fadenbündel in der Anaphase und in der späten Telophase ziemlich senkrecht treffen. Ist die Zahl der Fadenquerschnitte in beiden Phasen gleich, so ist die Auffassung c die richtige; wird die Zahl auf die Hälfte gebracht, so ist damit die Auffassung b bestätigt. Leicht wird die Untersuchung auf keinen Fall sein.

6. Zusammenfassung.

Die wahrscheinlich „wirklich ruhenden“ Kerne von *Ceratium* haben Chromatinpunkte; meist findet man aber Kerne mit Chromatinfäden.

Folgende Ergebnisse der Arbeit Borgert's werden bestätigt: Im Anfang der eigentlichen Kernteilung tritt ein Knäuelstadium auf, während dessen sich eine Paarigkeit der Kernfäden ausprägt. Die Doppelfäden werden quer halbiert. Eine regelrechte Spindel tritt nicht auf; der von Borgert entdeckte Nebenkörper beteiligt sich nicht an der Kernteilung.

Im Gegensatz zu Jollos wird festgestellt, daß ein Centriol fehlt.

Die (bei der Annahme einer Spaltung der Kernfäden) von Borgert gemutmaßte nachträgliche Herabsetzung der Chromosomenzahl durch Amitosen ist nicht wahrscheinlich. Zwischen zwei anderen Möglichkeiten, wie die Chromosomensummierung verhindert sein könnte, läßt sich durch Untersuchung der Endphasen der Kernteilung an Schnitten entscheiden.

Literaturverzeichnis.

Borgert (1910): Kern- und Zellteilung bei marinen Ceratium-Arten. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 1910.

— (1911): Eine neue Form der Mitose bei Protozoen. Verhandl. d. VIII. Intern. Zoologenkongr. zu Graz 1910.

Bütschli (1885): Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca. Morph. Jahrb. Bd. 10, 1885.

Chatton (1921): Sur un mécanisme cinétique nouveau: la mitose syndinienne chez les Peridiniens parasites plasmodiaux. C. R. Ac. Sci. Paris T. 173 1921.

Entz (1909): Über die Organisationsverhältnisse einiger Peridineen. Math.-naturw. Ber. aus Ungarn Bd. 25 1909.

— (1913): Über ein Süßwasser-Gymnodinium. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 1913.

— (1921): Über die mitotische Teilung von Ceratium hirundinella. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 1921.



Hartmann (1911): Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Fischer, Jena 1911.
Jollos (1910): Dinoflagellatenstudien. Arch. f. Protistenk. Bd. 19 1910.
Klebs (1912): Über Flagellaten- und Algenähnliche Peridineen. Verh. d. nat.-med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. 11 1912.
Lauterborn (1895): Protozoenstudien. I. Kern- und Zellteilung von Ceratium hirundinella O. F. M. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 59 1895.
Lundegårdh (1913): Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9 1913.
Pouchet (1883): Contribution à l'histoire des Cilio-Flagellés. Journ. de l'Anat. et de la Phys. T. 19 1883.
Schneider (1913): Morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Thelygonum Cynocrambe L. Flora N. F. Bd. 6 1913.
— (1922): Die botanische Mikrotechnik, ein Handbuch der mikroskopischen Arbeitsverfahren. Fischer, Jena 1922.
Schürhoff (1917): Über die als Amitosen gedeuteten Kernbilder von Tradescantia virginica. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 57 1917.
Steuer (1910): Planktonkunde. Teubner, Leipzig 1910.
Tischler (1921): Allgemeine Pflanzenkaryologie. Linsbauer's Handb. d. Pflanzenanatomie Bd. 2. Bornträger, Berlin 1921.
Tschenzoff (1916): Die Kernteilung bei Euglena viridis Ehrbg. Arch. f. Protistenk. Bd. 36 1916.

Tafelerklärung.

Tafel 13.

Zeichnung bei monochromatischem gelbgrünem Licht mit hom. Imm. $^1/_{12}$ Seibert und Huyghen'schem bzw. Comp. Oc. f = 15, unter Benutzung des Abbe'schen Zeichenapparates. Vergr. etwa 1250.

Fig. 1. Beginn des Knäuelstadiums.
Fig. 2. Knäuel.
Fig. 3. Fadenbündel.
Fig. 4 u. 5. Fadenbündel mit deutlicher Querteilung der Fäden.
Fig. 6. Beginn des Auseinanderweichens der Fadenhälften.
Fig. 7. Späte Anaphase mit Spindelandeutung.
Fig. 8. Etwas späteres Stadium; Nebenkörperchen verlagert.
Fig. 9. Beginn der Kernneubildung.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Aus dem Institut für Schiffs- und Tropenkrankheiten, Hamburg.
Direktor: Ober-Med.-Rat Prof. Dr. Nocht.

Die Rhizopodenfauna des Pferdekotes.

Von
Karl Krosz.

I. Einleitung.

Bei den zahlreichen Versuchen, die parasitischen Amöben des Menschen auf künstlichen Nährböden zu züchten, die schon auf Cunningham (1881) und Kartulis (1891) zurückgehen, gelang es immer, Amöben in Kultur zu bringen. Eine große Anzahl der Forscher glaubte auch tatsächlich, in den Kulturen die Parasiten selbst vor sich zu haben (Cunningham, Kartulis, Lesage, Musgrave und Clegg, Walker, Gauducheau, Noc u. a.). Dem traten jedoch von vornherein andere Forscher (Hartmann, Nägler, Viereck, Werner, Whitmore u. a.) entgegen. Vor allem Hartmann arbeitete die morphologischen Merkmale, die die Entamöben von den freilebenden trennen, klar heraus und wies besonders auf den verschiedenen Kernbau bei beiden Gruppen hin. Weiterhin überzeugte sich Walker (1911), der früher (1908) auch annahm, daß in seinen zahlreichen Kulturen, die aus dem Darm des Menschen und einer Reihe von Haustieren stammten, Parasiten vorlägen, auf Grund eingehender Untersuchungen von der Verschiedenheit der Entamöben und Kulturamöben. Daß ein solcher Irrtum aufkommen konnte, lag in erster Linie an der unzureichenden Kenntnis der ganzen Amöbengruppe, die wieder zum Teil darin begründet sein mag, daß die Bedeutung der parasitischen Amöben gegenüber der anderer parasitischer


Digitized by Google

Protozoen vergleichsweise gering ist. Infolge des Weltkrieges jedoch ist die *Entamoeba histolytica* und damit die ganze Entamöbenfrage stärker in den Brennpunkt des Interesses gerückt dadurch, daß infolge stärkerer Menschenbewegung von und nach den tropischen und subtropischen Gegenden die Ansteckungsfälle mit Amöbenruhr sich mehrten, und die Gefahr einer Ausbreitung der Krankheit in den am Kriege beteiligten Ländern größer wurde. Vor allem waren es englische und holländische Forscher, die dieser Frage ihre besondere Aufmerksamkeit zuwandten, und besonders durch die Arbeiten von Dobell, Wenyon und ihrer Mitarbeiter, sowie von Brug, Swellengrebel und Kuenen wurden unsere Kenntnisse hinsichtlich der menschlichen Darmamöben wie auch anderer menschlicher Darm- und Gewebsparasiten erweitert und unsere Ansichten geklärt.

Auf der anderen Seite machte auch die Erkenntnis der freilebenden Amöben große Fortschritte. Besonders waren es die Kernteilungsvorgänge einer Gruppe kleiner Amöben, die allgemein als *Limax*-Gruppe bezeichnet wird, die in zahlreichen Untersuchungen Aufklärung fand. Hier waren besonders zu nennen: Vahlkampf (1905), Nägler (1909), Chatton (1910), Dangeard (1896, 1897, 1902, 1910), Alexeieff (1911, 1912), Gläser (1912), v. Wasielewski und Hirschfeld (1909, 1910), v. Wasielewski und Kühn (1914), Dobell (1914), Jollos (1917) und Kühn (1920).

Dennoch sind wir von einer Lösung der ganzen Amöbenfrage auch heute noch weit entfernt. Die Arbeiten der letztgenannten Forscher bezogen sich fast ausschließlich auf cytologische wie entwicklungsgeschichtliche Fragen. Die biologische resp. ökologische Seite trat längere Zeit fast ganz in den Hintergrund und wurde erst neuerdings wieder in den Kreis der Betrachtungen gezogen. Nöller (1921) wies darauf hin, daß wir möglicherweise für manche der menschlichen Darmparasiten nicht den Menschen, sondern das eine oder andere unserer Haustiere als ursprünglichen Wirt anzusehen hätten. Eine Bestätigung brachten Untersuchungen der Parasiten des Schweines. Es gelang Nöller (1921) in Ausstrichen aus dem Schweinedarm, die *Jodamoeba bütschlii* und eine der *Endolimax nana* sehr ähnliche Form aufzufinden, und Feibel (1922) und unabhängig davon O'Connor (1920) und Cauchemez (1921) wiesen dann das häufige Vorkommen der ersteren Form beim Schweine nach. Andererseits versprach die Untersuchung der Kotfauna des Menschen und der Haustiere neue Aufklärungen über die Ökologie einer Reihe von freilebenden Amöben, vor allem der *Limax*-Gruppe, deren Vertreter am häufigsten aus Kot gezüchtet worden waren. Die Kultur-

Digitized by Google

bedingungen auf unseren Nährböden sind so weit von den Lebensbedingungen, die die Amöben im allgemeinen im Süßwasser finden, verschieden, daß das gelegentliche Herauszüchten von Amöben aus diesem Medium nicht als beweisend dafür angesehen werden konnte, daß der ursprüngliche Aufenthaltsort dieser Formen wirklich das Süßwasser sei. Allgemein wiesen die Angaben der Forscher, die Amöben gezüchtet hatten, über den Ursprungsort dieser Arten darauf hin (siehe die Zusammenstellung bei Wülker 1911), daß das natürliche Vorkommen einer großen Zahl von Amöben und anderer Rhizopoden auf faulenden Substanzen, wenn nicht beschränkt, so doch im wesentlichen an sie gebunden sei.

Es war nun zu vermuten, daß eine Reihe dieser Formen wenigstens eine besondere Anpassung an das Vorkommen in faulenden Substanzen — und hierfür kommt in erster Linie tierischer Kot in Betracht — zeigen würde, unter anderem die Fähigkeit hätten, ohne Schädigung den Darmkanal von Tieren zu passieren. Aus diesen Erwägungen heraus wurde auf Anregung von Herrn Prof. Dr. Nöller die Fauna des Pferdekotes zum Gegenstand besonderer Untersuchungen gemacht.

Es ist nicht das Ziel dieser Arbeit, eine genaue cytologische Darstellung aller von mir aus dem Pferdekot gezüchteten Rhizopodenformen zu geben, vielmehr soll hier nur eine Aufstellung der wichtigsten Leitformen der Fauna des Pferdekotes unter Hervorhebung der biologisch bedeutsamen Merkmale erfolgen und eine statistische Übersicht über Art und Häufigkeit der Rhizopoden des Pferdekotes gegeben werden. In einer früheren Mitteilung ist bereits in Gemeinschaft mit Nöller und Arndt über Ergebnisse dieser Untersuchungen berichtet worden (Nöller, Krosz und Arndt 1921).

Technik. Biologisches.

Es erscheint im Rahmen dieser Untersuchung angebracht, die Züchtungstechnik im Zusammenhang mit biologischen Fragen zu behandeln und ihr damit einen breiteren Rahmen zu gewähren.

Die ältere Forschung war hauptsächlich darauf bedacht, Nährböden für die erfolgreiche Kultur der Amöben überhaupt zu finden. Das Ziel, das ihr dabei vorschwebte, war die Amöbenreinkulturen nach Art der Bakterienreinkulturen, die schon längere Zeit bekannt waren. Hier sind besonders zu nennen Celli und Fiocca (1894) und Casagrandi und Barbagallo (1897), die sich zur Herstellung des Nährbodens des Fucus bedienten, und Beyerinck (1896), der den Agar-Agar als Nährboden für die Kultur von Amöben einführte.

Digitized by Google

Dieser Forscher vertrat auch als erster die Ansicht, daß eine Amöbenreinkultur im strengen Sinne nicht möglich sei, da die Amöben auf Bakteriennahrung angewiesen wären. Diese Ansicht wurde experimentell durch die wertvollen Untersuchungen von Frosch (1897) bestätigt, der gleichzeitig die Kulturmethoden verbesserte und das Einzellverfahren zur Isolierung der Amöbenstämme in die Züchtungstechnik einführte. Tsujitani (1898) gelang die sterile Züchtung von Amöben mit abgetöteten Bakterien.

In der späteren Zeit waren die Bemühungen der Forscher auf eine weitere Verbesserung des Plattenverfahrens gerichtet sowie auf eine Untersuchung der Bedingungen, unter denen Amöben auf festen Nährböden überhaupt resp. am besten gedeihen. Hier sind zu nennen außer Frosch (1897) Mouton (1902), Musgrave u. Clegg (1904), Vahlkampf (1905), Walker (1908), v. Wasielewski u. Hirschfeld (1910), Gläser (1912), Nöller (1921) (Pferdekotagar) und Bělař (1921) (Knopagar).

Während die erwähnten Forscher biologische Fragen nur an einer oder wenigen Amöbenarten studierten, finden sich Ansätze einer vergleichenden biologischen Betrachtung mehrerer Amöbenarten schon bei Walker (1908).

Frosch (1909), der eine große Zahl verschiedener Amöbenarten auf Platten züchtete, wandte auch den biologischen Fragen besondere Aufmerksamkeit zu und studierte im besonderen das gegenseitige Verhalten von Amöbenarten und Bakterienarten.

Erst Oehler (1916) hat bei seinen Untersuchungen über die Amöbenzucht auf reinem Boden die vergleichend-biologische Betrachtungsweise wieder aufgenommen, und Arndt (1922) hat Reinzüchtungsverfahren angegeben, die auf der systematischen Ausnutzung biologischer Faktoren beruhen. Ich habe mich der Arndt'schen Methoden mit Erfolg bedient und bin imstande, weitere Angaben darüber zu machen. Vorher jedoch muß ich noch einiges über den Gang der Untersuchungen bemerken. Nach der Untersuchung einer größeren Anzahl von Kotproben, bei denen es mir nur auf eine allgemeine Orientierung ankam, wurden 15 steril dem Mastdarm des Pferdes entnommene Kotproben systematisch auf die überhaupt vorhandenen Rhizopodenarten untersucht. Die Entnahme des Kotes erfolgte mit der sorgfältig gewaschenen und desinfizierten Hand nach Desinfizierung des Afters mit Sublimat.

Weiterhin wurden dann 50 Kotproben, die von verschiedenen Fundorten stammten, auf die in ihnen enthaltenen Rhizopoden untersucht. Es wurde nur frischer Kot benutzt und zwar wurde von dem

Digitized by Google

Kotballen mit einem Stückchen sterilen Papiers der Teil abgebrochen, der mit der Erde in Berührung gekommen war, um eine Gewähr dafür zu haben, daß keinerlei Verunreinigungen die Ergebnisse beeinflußten. Der Transport zum Institut erfolgte in sterilen Gläschen.

Bei der Fixierung und Färbung kamen die gebräuchlichen Methoden zur Anwendung: als Fixierungsflüssigkeiten die Sublimatgemische und BOUIN's Gemisch, für die Färbung Eisenhämatoxylin, Hämalaun, DELAFIELD's Hämatoxylin und die MANN'sche Färbung.

Die Reinzüchtung auf Grund des verschiedenen biologischen Charakters der einzelnen Rhizopodenarten stützt sich auf folgende Faktoren:

1. Konsistenz des Mediums, 2. Grad der Alkaleszenz des Nährbodens, 3. Wandergeschwindigkeit der Amöben, 4. Nahrungsbedürfnis und Empfindlichkeit gegen Stoffwechselprodukte, 5. Vermehrungsgeschwindigkeit, 6. Dauer und Beginn der vegetativen Lebenstätigkeit.

Die Züchtung gestaltete sich danach folgendermaßen: Ein Teil des Materials wurde ohne weiteres auf Agarplatten verschiedener Zusammensetzung übertragen, nämlich auf:

a) Pferdekotagar nach NÖLLER 2proz. (Ia) und 1proz. (mit Leitungswasser auf die Hälfte verdünnt: Ib),

b) einen schwach nährstoffhaltigen alkalischen Amöbenagar (Bouillon 5 ccm, Agar 20 g, dest. Wasser 1000 ccm, Natronlauge $^1/_{10}$ normal 16 ccm: II).

c) eine Mischung von gleichen Teilen Ia u. II (III).

d) neutralen Wasseragar $1^1/_2$ proz. (Leitungswasser: IV).

Es zeigte sich, daß man mit den genannten Agarsorten (von einzelnen Ausnahmen abgesehen) bei der Reinzüchtung der Rhizopoden aus Pferdekot auskommt. Die Weiterzüchtung der reinen Stämme vereinfacht sich noch mehr, da es hierbei nicht auf optimale Lebensbedingungen ankommt. Die meisten Formen gediehen auf Agar III sehr gut, ein kleinerer Teil bevorzugte Agar II.

Weitere Teile des Ausgangsmaterials wurden mit Wasser angesetzt und zwar angefeuchtet (A), im Verhältnis 1:2 (B), 1:5 (C), ca. 1:20 (D).

Von diesen Ausgangskulturen wurden nach 1—2 Tagen (sobald die ersten freien Flagellaten oder Rhizopoden auftraten) und nach 4, 7 und 14 Tagen Unterkulturen auf Agar angelegt (Stammplatten). In jedem Falle wurden Proben der Kahmhaut, der Flüssigkeit des Pferdekotes und des Bodensatzes auf die Platten gebracht, um eine weitgehende Gewähr dafür zu haben, daß alle etwa vorhandenen Formen auf die Platte kamen. Nach einigen Tagen, wenn eine leb-

Digitized by Google

hafte Entwicklung der Rhizopoden eingetreten war, wurden Teile der Platte mit dem Rande eines sterilen Deckgläschens abgekratzt und auf neue Platten übertragen. Daneben erfolgte später Impfung der neuen Platte mit einem stäbchenförmigen Bacillus, der sich über die ganze Platte verbreitet und keine scharfen Ränder bildet, die von einzelnen Amöben nur schwer oder gar nicht durchbrochen werden. Das Abkratzen hatte vornehmlich den Zweck, die Schimmelbildung, die zuerst sehr störend ist, zu vermindern, wie sich denn überhaupt bei diesem Verfahren eine Reinigung vom Schimmel ganz von selbst vollzieht. Beim Abkratzen der bewachsenen Schicht werden große Mengen von Bakterien und Rhizopoden auf die neue Platte übertragen, die so stark wuchern, daß mit ihrer Entwicklung die des Mycels und die Sporenbildung nicht Schritt hält. Man findet schon auf der 2. oder 3. Folgekultur einen oder zwei Tage nach der Beschickung mit Sicherheit Stellen, die frei von Schimmel sind, so daß wenigstens die Formen, die wandern, rein auf neue Platten übertragen werden können.

Betrachten wir nunmehr die Ergebnisse dieser Methode, so finden wir folgendes:

Zuerst treten in den Ausgangskulturen Flagellaten auf, die sich aus den flüssigkeitsreichen Kulturen leicht ohne Beimengung von Rhizopoden erhalten lassen, wenn nur Proben der Flüssigkeit und des zarten Häutchens, das sich an der Oberfläche meist schon nach einem Tage bildet, auf die Platte (Agar Ib) übertragen werden. Nicht selten jedoch finden sich am zweiten Tage schon in dem Wasser Vertreter der begeißelte Stadien bildenden Amöbengattung *Naegleria.* Um diese von den echten Flagellaten, zu trennen, werden die Tiere von der Platte abgekratzt und auf die festere Platte (Agar III) gebracht. Nach zweimaligem Abimpfen waren die Kulturen von den Flagellaten gereinigt. Es wurde natürlich darauf geachtet, daß nur Material aus einiger Entfernung vom Impfstrich auf die neue Platte gelangte, da der Impfstrich und seine unmittelbare Umgebung reicher an Flüssigkeit ist und noch eine gewisse Entwicklung der Flagellaten gestattet. Doch ist die sichere Herauszüchtung von *Naegleria*-Arten auf diese Weise nicht zu erwarten, da sich die Schwimmformen nur zeitweilig finden, und man es nur einem Zufall zu verdanken hat, wenn man sie in der Flüssigkeit findet.

Ungefähr gleichzeitig mit den Flagellaten, jedenfalls nur um einige Stunden später, findet man Ciliaten der Gattung *Colpoda* in der Kultur, wenn sie überhaupt auftritt. Außer dieser Form traten an Ciliaten gelegentlich noch hypotriche Formen auf. Die

Digitized by Google

letzteren gehen auf 2proz. Agar nicht an, dagegen wächst *Colpoda* noch sehr gut. Immerhin ist die Trennung von den Rhizopoden sehr leicht, da diese sich viel rascher vermehren und sich erst später encystieren. Die Encystierung von *Colpoda* setzt schon am 2. Tage ein.

Die Amöben der *Limax*-Gruppe (Gattungen *Vahlkampfia*, *Naegleria* und kleinere *Hartmannella*-Arten) erscheinen vom 2. Tage an und sind vom 3. Tage ab in der Kahmhaut zu finden. Am 4. Tage ist die Kahmhaut schon reich mit diesen Formen bevölkert. Dagegen fehlen noch die größeren Amöben und *Chlamydophrys*. Impft man am 4. oder 5. Tage aus der Kahmhaut ab, so entwickeln sich gewöhnlich alle vorhandenen zur *Limax*-Gruppe gehörigen Formen auf der Agarplatte.

Was die Bildung der Kahmhaut betrifft, so ist ein verschiedenes Verhalten bei den wasserarmen und den wasserreichen Kulturen festzustellen, das wieder auf die Bevölkerung mit den verschiedenen Rhizopodenarten von Einfluß ist. Im ersten Falle (A und B) erreicht die Kahmheit schnell eine bedeutende Dicke (bis 2 mm), und man findet in ihr auch bald größere Amöben, *Cochliopodium* und *Chlamydophrys*, wenn auch nicht überall. Im letzten Falle (C und D) bleibt sie in der ersten Woche relativ dünn und die genannten Formen finden sich in ihr kaum vor.

Die größeren Amöben, *Cochliopodium*, *Chlamydophrys* sowie *Trinema* und *Cryptodifflugia* spec. treten erst vom 4.—7. Tage in größerer Zahl auf. Da es nur möglich ist, einen kleinen Teil des Materials zu untersuchen, so entgeht bei geringer Individuenzahl eine oder die andere Art in den ersten Tagen leicht der Beobachtung.

In manchen Fällen konnte *Sappinia diploïdea* erst am 10., *Cochliopodium* und *Chlamydophrys* am 12. Tage in der Ausgangskultur festgestellt werden.

Die unbeschalten Rhizopoden (einschließlich *Cochliopodium*) zeigten in den Ausgangskulturen eine größere Wandergeschwindigkeit als *Chlamydophrys* und *Rhogostoma*. Sie fanden sich im Bodensatz der Ausgangskultur, wenn sie erst in größerer Menge auftraten, meist bald an den entferntesten Stellen der Petrischale und auf der Agarplatte in der Umgebung der Stelle, die mit Bodensatz beschickt war, ohne Beimengung von beschalten Rhizopoden.

Eine Ausnahme machte hier *Sappinia diploïdea*, die sich mit Vorliebe im Kot selbst aufhielt.

Im übrigen findet man in den Flüssigkeitskulturen im Ausgangsmaterial natürlich Cysten oder freie Tiere aller vorhandenen Arten.

Digitized by Google

Auf den Agarplatten zeigte sich in manchen Punkten ein anderes Verhalten als auf den Ausgangskulturen. (Die Reinzüchtung erfolgte nicht unmittelbar von der Stammplatte aus, da hier der Schimmel zu stark störte, vielmehr wurde die Häifte der Stammplatte nach 3—5 Tagen, wenn sich die kleineren Amöbenarten encystiert hatten, der andere Teil nach 8—10 Tagen nach Encystierung der größeren Formen, soweit diese überhaupt eintrat, mit dem Deckglas abgekratzt und auf frische Platten übertragen). Zunächst was die Verbreitung betrifft: Flüssigkeit, die eine schnellere Verbreitung der begeißelten Formen unterstützen könnte, stand hier nicht zur Verfügung. Wohl aber zeigte sich ein Unterschied zwischen dem wasserreichen Nährboden Ib und dem festeren Ia. Auf jenem dehnten sich Flagellaten bis zu $1^1/_2$—2 cm Entfernung von der Impfstelle auf der Platte aus, manchmal auch über die ganze Platte hin, auf diesem kam ihr Wachstum in etwa 1 cm Entfernung zum Abschluß; darüber hinaus gelangten nur die Rhizopoden. Ein bemerkenswertes Verhalten zeigte eine größere Amöbenart, die ich einmal züchtete. Auf dem 1 proz. Agar nahm die Amöbe langgestreckte Form an, bildete lebhaft stumpfe Pseudopodien und verbreitete sich rasch über die ganze Platte, das Plasma erschien deutlich körnig, auf dem 2 proz. bildete der Körper eine einheitliche Masse, das Plasma hatte ein schaumiges Aussehen, Bewegung war nicht zu bemerken und fand auch nur in dem Maße statt, als es die rapide Vermehrung notwendig machte, nach 2 Tagen war die ganze Umgebung des Impfstiches von einer einheitlichen, den Eindruck eines Plasmodiums erweckenden Masse von Amöben bedeckt, während der Rest der Platte völlig frei von Tieren war. Wenn sich auch allgemein Unterschiede zwischen den Wuchsformen der Amöben auf Nährböden von größerem oder geringerem Agargehalt feststellen lassen, so treten sie nie so auffallend in Erscheinung wie in diesem Falle.

Für die Verteilung auf der Agarplatte sind also andere Momente maßgebend. In erster Linie Dauer und Beginn der „vegetativen Lebenstätigkeit“ („vegetative Aktivität“ Arndt 1922)[1],

[1]) Ich nehme diesen Ausdruck auf, da er eine allgemeinere Anwendung gestattet als die Ausdrücke Encystierungsgeschwindigkeit und Excystierungsgeschwindigkeit und weniger mißverständlich ist als der erstere. Eine Anzahl von Amöbenarten encystiert sich auf der Agarplatte nicht. Das gilt für eine Reihe von Süßwasseramöben, aber auch für gewisse von mir aus Pferdekot gezüchtete Formen, obwohl wir für diese letzteren annehmen müssen, daß sie Cysten bilden. Bei diesen Formen nun sinkt die „vegetative Aktivität“ auf alten Platten


Digitized by Google

die Vermehrungsrate und die Wandergeschwindigkeit, weiterhin Wuchsform und Empfindlichkeit gegen Stoffwechselprodukte resp., was nicht ohne eingehende Untersuchungen festzustellen ist, Vorliebe für größere oder geringere Feuchtigkeit. Die Bedeutung des Nährstoffgehalts des Agars erfordert eine besondere Betrachtung.

Ich bespreche zunächst die Wandergeschwindigkeit. Die Wirkung dieses Faktors äußert sich in folgender Weise: Von den häufigen kleinen und mittelgroßen Amöben zeichnen sich zwei *Hartmannella*-Arten, nämlich *Hartmannella polyphagus* (Puschkarew) und *Hartmannella fecalis* (Walker) [siehe Nöller, Krosz und Arndt unter „*Dactylosphaerium*"] durch größere Wandergeschwindigkeit aus. Sie sind nach 2 Tagen an den der Impfstelle entferntesten Punkten der Platte zu finden und ihre Isolierung gestaltet sich unter allen Amöbenarten am leichtesten. Die größere der beiden Formen *H. polyphagus* wandert etwas schneller als die kleinere, so daß man sie — falls beide Formen vorhanden sind — rein erhält, wenn man sie 1—1 $^{1}/_{2}$ Tage nach der Impfung vom äußersten Rande des Bakterienrasens abimpft.

Über die Isolierung der *H. fecalis* in diesem Falle siehe weiter unten.

Unter den selteneren mittelgroßen Hartmannellen war eine Art, deren Wandergeschwindigkeit die der *H. polyphagus* noch bedeutend übertraf. Sie war stets schon nach 1 Tage in allen Teilen der Platte zu finden, und die Bakterienstreifen, die ihren Weg bezeichneten, ließen schön ihre Wanderroute erkennen.

Die Vermehrungsgeschwindigkeit ließ sich mit Erfolg für die Züchtung der kleinen *Valkampfia*- und *Naegleria*-Arten ausnutzen. Sie ist höher als die der *H. fecalis* und beträchtlich höher als die der *H. polyphagus*. Es war somit nur nötig, in kurzen Abständen, ohne daß die Tiere sich encystierten, überzuimpfen. Dann traten die *Vahlkampfia*-Arten so stark in den Vordergrund, daß sie auf kleinen Teilen der Platte rein vorhanden waren und mit der Platinnadel oder dem zugeschmolzenen knopfförmigen Ende einer Kapillare abgeimpft werden konnten.

---

stark herab und hört schließlich ganz auf. Sie bewegen sich kaum mehr, nehmen vermutlich auch keine Nahrung mehr auf und vermehren sich nicht. Nach einigen Tagen gehen sie völlig zugrunde, so daß in gewissen Fällen auf den Platten kein Tier mehr zu finden ist, lange bevor die Platten eintrocknen. Impft man von einer Platte, wo die Tiere sich in dem gekennzeichneten Zustande befinden, ab, so erholt sich ein großer Teil im Verlauf weniger Stunden. Die Begriffe Encystierungsgeschwindigkeit und Excystierungsgeschwindigkeit werden besser nur im Hinblick auf den Verlauf dieser Vorgänge, nicht auf ihr Eintreten angewandt.

Digitized by Google

Die Herauszüchtung von Arten der Gattung *Naegleria*, die die Fähigkeit hat, begeißelte Schwimmformen zu bilden, von Platten, auf denen sich außerdem Vertreter der Gattungen *Vahlkampfia* und *Hartmannella* befanden, die keine solche Schwimmformen bilden, gelang in einigen Fällen dadurch, daß die Platte vorsichtig mit abgekochtem Leitungswasser aufgeschwemmt wurde. Nach einigen Stunden hatten sich zahlreiche Schwimmformen gebildet. Darauf wurden einige Tropfen der Flüssigkeit abgesogen, auf Amöbenagar gebracht und mit einem Glasstab über die ganze Oberfläche verteilt. Wenn mehrere Arten vorhanden waren, so fanden sich doch, da keine dieser Arten stark wandert, Stellen auf der Platte, wo die Cysten der einen oder anderen Art rein vorhanden waren.

Immerhin ist die Methode nicht ganz einwandfrei, da es häufig vorkommt, daß Cysten oder auch freie Tiere anderer Arten in der Flüssigkeit treiben resp. an die Oberfläche emporsteigen.

Endlich spielte die Vermehrungsrate im Zusammenhang mit der Wandergeschwindigkeit eine Rolle bei der Züchtung der *H. mira.* Diese kleine Art vermehrt sich sehr rasch und wandert weiter als die meisten Vahlkampfien, so daß ich sie, solange nicht *H. fecalis* in größerer Zahl entwickelt war, rein erhalten konnte, wenn ich vom Rande des Bakterienrasens vorsichtig abimpfte. Wenn *H. fecalis* jedoch stärker entwickelt war, gelang mir die Reinzüchtung nicht mehr, da in keinem Falle ein Ausschlüpfen der Tiere erfolgte, wenn sie sich einmal encystiert hatten.

Die dritte der obengenannten Hauptfaktoren kam für die Züchtung der größeren Amöben und der Thecamöben in Betracht.

Was die Dauer der vegetativen Lebenstätigkeit anlangt, so ist diese bei den Vahlkampfien und Näglerien am geringsten, die Encystierung setzt bei vielen Individuen schon am 2. Tage ein und am 5. Tage findet man bei den meisten Arten nur noch sehr wenig freie Tiere. Bei *Hartmannella polyphagus* beginnt die Encystierung am 4. oder 5. Tage und ist am 7. oder 8. Tage für alle Tiere der Kultur beendet. Bei *H. fecalis* beginnt die Encystierung zwar schon früh, am Ende des 3. Tages, allein auf der (gemischten!) Platte findet sich noch nach 10—14 Tagen eine größere Zahl freier Tiere dieser Art. Die Tatsache gestattet die Trennung dieser Art von *H. polyphagus.* Impft man von einer älteren Platte ab, so hat *H. fecalis* sich lebhaft vermehrt und ist ein ganzes Stück auf der Platte vorwärts gekrochen, ehe *H. polyphagus* die Cysten verlassen hat.

In ähnlicher Weise gestaltet sich die Reinzüchtung der selteneren größeren und mittelgroßen Hartmannellen. Bei dieser erfolgt die

Digitized by Google

Encystierung erst spät und außerdem wandern sie weit stärker als alle kleineren Amöben, so daß sie selbst die schnelle *H. fecalis* hinter sich lassen.

Die Reinzüchtung der Rhizopoden der *Chlamydophrys*-Gruppe macht keine Schwierigkeit. Bei diesen Tieren findet sich die charakteristische Rosettenwuchsform, die dadurch entsteht, daß die Tiere nach der Teilung mit ihren Pseudopodien im Zusammenhang bleiben, so daß nach mehreren Teilungen eine größere Zahl von Individuen ringförmig um ein gemeinschaftliches Pseudopodienbündel sich gruppieren. Es ist relativ leicht, eine solche Rosette mit der Glasnadel zu übertragen.

Schwieriger ist die Reinzüchtung von *Sappinia diploïdea* und *Cochliopodium*. Ich bin gewöhnlich in der Weise vorgegangen, daß ich beide Formen auf Platten brachte, die mit einer dicht wachsenden *Vahlkampfia*-Art vorgeimpft und gleichmäßig mit Cysten bedeckt war. Während die kleineren Formen kaum zur Entwicklung gelangten, wanderten diese Art ziemlich weit über die Platte hin und wurden dadurch in ähnlicher Weise von Begleitformen gereinigt, wie die Reinigung von Bakterien erreicht wird. Die Trennung von der begleitenden Art gestaltet sich dann recht leicht, da beide Arten die Impfstelle verlassen, während das Wachstum der gewählten *Vahlkampfia*-Art auf die unmittelbare Umgebung beschränkt bleibt. Es kommt jedoch viel darauf an, daß eine möglichst große Zahl von Individuen übertragen wird. Überhaupt hat die Methode des Abkratzens als Massenmethode gegenüber der Einzellmethode und der Übertragung weniger Individuen den Vorteil, daß die Wahrscheinlichkeit, empfindlichere Arten zu erhalten, größer ist. Viele der Individuen solcher empfindlichen Arten gehen bei der Übertragung stets zugrunde; manchmal überwindet nur ein geringer Bruchteil die Depression. Überträgt man nur wenige Individuen, so ist die Aussicht, sie erfolgreich weiterzuzüchten, sehr gering, und bei Einzellübertragung ist der Erfolg meist ein negativer. Ein besonders schönes Beispiel hierfür bietet *Sappinia diploïdea*. Hier findet man am Tage nach der Überimpfung in der Mitte der Impfstelle Individuen, die keine Pseudopodien mehr bilden, sondern passiv im Bakteriengewühl herumgetrieben werden. Der Körper ist blasig aufgequollen, wie es PROWAZEK 1910 von seinen Giftversuchen her beschreibt. Nach einiger Zeit reißt die Hülle und der Inhalt wird von den eindringenden Bakterien vernichtet. Nur diejenigen Tiere, denen es gelungen war, den Rand des Bakterienrasens zu erreichen und zu durchbrechen, blieben am Leben.

Digitized by Google

Das Verhalten der einzelnen Rhizopoden auf der Agarplatte, wie es im vorstehenden geschildert ist, gibt uns Fingerzeige für ihre biologische Charakterisierung. Ich beschränke mich hier auf einige Bemerkungen allgemeiner Natur und gehe auf Einzelheiten bei der Besprechung der gezüchteten Arten ein.

Unter den gezüchteten Arten findet sich eine beträchtliche Zahl von stärkstem Nahrungsbedürfnis und geringster Empfindlichkeit gegen Stoffwechselprodukte. Am weitesten geht das bei *Hartmannella polyphagus* und *H. fecalis.* Beide gedeihen in ungeheurer Zahl auf den gebräuchlichsten Nährböden für Bakterien. Das gleiche gilt von *Naegleria bistadialis* und *Vahlkampfia limax.* In kurzem Abstande folgen die meisten anderen *Vahlkampfia-* und *Naegleria-*Arten. Daran schließen sich *Chlamydrophrys, Rhogostoma* und einige seltnere *Vahlkampfia-*Arten. Sie gedeihen auf Pferdekotagar I a am besten. Agar III bevorzugten die mittelgroßen und größeren *Hartmannella-*Arten und *Rhogostoma schüßleri* und *minus* sowie *Vahlkampfia tachypodia*, *Cochliopodium.* Auf Agar II schließlich fanden *Sappinia diploïdea* und die kleineren *Hartmannella-*Arten die günstigsten Lebensbedingungen, doch kamen auch die beiden *Rhogostoma-*Arten auf diesem Agar gut zur Entwicklung. *Trinema* und *Cryptodifflugia* waren am besten auf Knop-Agar zu halten.

Als Maß für die Empfindlichkeit gegen Stoffwechselprodukte kann das Verhalten bei der Übertragung einzelner oder weniger Individuen gelten. Größte Empfindlichkeit zeigten die selteneren *Hartmannella-*Arten. Ähnlich verhielt sich, wie wir sahen, *Sappinia diploïdea.* Auch *Cochliopodium* ist noch recht empfindlich.

Ein stärkeres Feuchtigkeitsbedürfnis scheint nur bei der Mehrzahl der Vahlkampfien und Naeglerien zu bestehen. Diese zeigen meist geschlossenes Wachstum und ihre Entwicklung kommt nach wenigen Tagen und in kurzer Entfernung vom Impfstrich zum Stillstand. Eine Ausnahme machten *Naegleria punctata* und eine seltenere *Vahlkampfia-*Art. Die erstere zeigt eine Form des Wachstums, die ein tangartiges Aussehen hat. Es bilden sich von der Impfstelle her Ausläufer, die sich unregelmäßig verzweigen, deren Ende jedoch breit ist und von mehreren Individuen eingenommen wird. In jedem der Äste liegt ein Tier unmittelbar am anderen, so daß eine Fortbewegung nur so weit stattfindet, als es durch die Vermehrung notwendig gemacht wird. Bei der letzteren ist das Wachstum zerstreut, und die Tiere wandern über die ganze Platte hin.

Verschieden verhalten sich die *Chlamydophrys-*Arten. Zuweilen

Digitized by Google

bleiben sie im Impfstrich, in anderen Fällen wandern sie einzeln oder geschlossen über die Platte.

Geringe Feuchtigkeit beanspruchen die meisten *Hartmannella*-Arten. Doch hat es zuweilen den Anschein, als ob sie die Fähigkeit besäßen, den Agar zu verflüssigen.

Am anspruchlosesten ist *Sappinia diploïdea*, die noch auf 3 proz. Agar gut gedeiht.

Cryptodifflugia gedieh auf 1- wie auf 2 proz. Knop-Agar gleich gut. *Trinema* verlangte Anfeuchtung der Agaroberfläche und ließ sich überhaupt nicht längere Zeit auf festen Nährböden halten.

Züchtungsergebnisse.

Im folgenden gebe ich einen Überblick über die gezüchteten Formen und ihre hervorstechendsten morphologischen und biologischen Eigenschaften:

A. Beschalte Rhizopoden.

1. Gattung: *Chlamydophrys*.

Die Gattung wurde von Cienkowski 1876 aufgestellt. C. fand den Rhizopoden in Mist. Im gleichen Jahre beschrieb Gabriel unter dem Namen *Troglodytes zoster* einen Rhizopoden, den er „in feuchter, mit thierischen Excretstoffen geschwängerter Erde“ fand und auf feuchter Erde mit Zusatz von Hühner- und Entenexcrementen züchtete, und der zweifellos ein Vertreter der Gattung *Chlamydophrys* ist. v. Leyden fand einen merkwürdigen amöbenähnlichen Parasiten in der Ascitesflüssigkeit eines Krebskranken und Schaudinn studierte diesen Organismus näher und benannte ihn *Leydenia gemmipara* (v. Leyden und Schaudinn 1896). Schaudinn gab dann später an, daß die *Leydenia* die schalenlose Form von *Chlamydophrys* darstellte. Er stellte weiterhin durch Versuche an sich selbst fest, daß die Cysten von *Chlamydophrys* ohne Schädigung den Darmkanal passieren. Dobell (1909) fand *Chlamydophrys* im Darm von Fröschen und Kaulquappen und nimmt an, daß sie auch Wenyon (1907) bei seinen Untersuchungen über die Protozoen des Mäusedarms vorgelegen haben. Schüssler (1911) fand sie in einer Kultur, die aus dem Enddarm einer Eidechse angelegt war. Schließlich züchtete Breuer (1916) eine Form, die er als *Chlamydophrys grata* bezeichnete, deren Zugehörigkeit zu dieser Gattung jedoch nicht sicher ist, aus dem Enddarm der *Lacerta agilis* und eine weitere Art aus dem Wassertrog eines Schlangenkäfigs.



Die Gattung wurde 1921 von Bělař genau cytologisch untersucht. Dieser Autor unterscheidet 5 Arten: *Chlamydophrys stercorea* Cienkowski, *C. schaudinni* Schüssler, *C. parva* Schüssler, *C. major* Bělař, *C. minor* Bělař.

Ich habe mit Sicherheit drei verschiedene Arten im Pferdekot festgestellt, von denen eine der *C. major*, die zweite *C. minor* entspricht; die dritte Art konnte mit keiner der genannten identifiziert werden. Ihr Kernteilungsmodus ähnelt dem von *C. stercorea* (nach Schaudinn), doch unterscheidet sie sich von dieser Art durch weit geringere Größe (ca. 20 μ gegen 30—40 μ). Da meine Untersuchungen zur Zeit des Erscheinens der Bělař'schen Arbeit schon ziemlich weit vorgeschritten waren, so konnte ich für die früher gefundenen Vertreter nicht mehr nachprüfen, zu welcher der genannten Arten sie gehören und beschränke mich in der nachfolgenden Tabelle auf die Angabe, wieviel *Chlamydophrys*-Arten im einzelnen Falle gefunden wurden.

2. Gattung: *Rhogostoma* Bělař.

Die Gattung wurde von Bělař (1921) aufgestellt und genau cytologisch untersucht. Er gibt folgende Gattungsdiagnose: „Thecamöben von zweistrahlig-symmetrischem Bau mit dünner Schale, spaltförmiger Mundöffnung und Filopodien. Protoplast zonar gegliedert, zwei symmetrisch angeordnete pulsierende Vakuolen, Phäosomenschicht diffus zwischen Chromidialkappe und nutritorischer Region ausgebildet. Bläschenförmiger Caryosomkern. Fortpflanzung durch Längsteilung in der einen Symmetrieebene; Mitose charakterisiert durch deutliche Spiremstadien in der Prophase und Verlust der Kernmembran. Die Tochterkerne entstehen bloß aus den Tochterplatten. Dauerzustände sind keine Cysten, sondern etwas umgewandelte vegetative Individuen, gegen das Außenmedium durch Verschluß des Spaltes abgeschlossen; gegen Austrocknung resistent. Oligosaprobe Süßwasserbewohner, Bakterienfresser".

Bělař unterscheidet 2 Arten: *R. schüßleri*, Größe 15 μ und *R. minus* 10—12 μ. Ich fand in einigen Fällen eine dritte Art, die im Durchschnitt ca. 20 μ maß.

3. Gattung: *Cochliopodium.*

Die Gattung wurde von Hertwig und Lesser (1874) für amöbenartige Organismen aufgestellt, die im Besitz einer dem Plasmaleib eng anliegenden, zarten, jede Formveränderung des Körpers mitmachenden Hülle sind.

Digitized by Google

Vorher schon waren Vertreter dieser Gattung von Auerbach (1856) beschrieben worden (*Amoeba bilimbosa*, *A. actinophora*). Bisher sind zehn Arten aus Süßwasser beschrieben. Die von mir im Pferdekot gefundene Art ist mit *Cochlipodium bilimbosum* identisch.

Während die vorher genannten Formen häufig im Pferdekot vertreten waren, fanden sich zwei weitere beschalte Rhizopoden in selteneren Fällen: *Trinema enchelys* und eine Art, deren Gattungszugehörigkeit ich nicht mit Sicherheit ermitteln konnte.

Das Vorkommen von *Trinema enchelys* im Pferdekot erscheint besonders auffällig, da diese Form einen unserer häufigsten Süßwasserrhizopoden darstellt, und es fragt sich, ob wir sie zu den Kotbewonnern rechnen dürfen. Immerhin kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Dauerform den Darmkanal (unter gewissen Umständen?) ungeschädigt passieren kann. Sie wurde in 3 Fällen gefunden. Der andere Rhizopode, der gleichfalls dreimal gefunden wurde, zeichnet sich durch folgende Merkmale aus: Die Schale ist oval, relativ dick und gelb bis dunkelbraun gefärbt. Die Länge der Schalenachse ist ziemlich konstant, 16 μ. Die Pseudopodien entspringen von einer ausgedehnten breit aus der Schalenöffnung austretenden Plasmamasse. Sie sind reichlich verzweigt, erreichen die $1^1/_2$—2fache Länge des Tieres und umgeben häufig die ganze Schale. In unserer vorläufigen Mitteilung (Nöller, Krosz und Arndt 1921) haben wir die Art auf Grund der Abbildungen in der Literatur als *Gromia oviformis* bezeichnet. Nun stellt *Gromia oviformis* eine marine Art dar. Die aus dem Süßwasser bekannten *Gromia*-Arten haben weit beträchtlichere Größe (mindestens 60 μ) und eine zartere Schale als die vorliegende Form. Am besten würde die Art der Gattung *Cryptodifflugia* Penard einzureihen sein, doch spricht die Art der Pseudopodienbildung dagegen. Ich lasse daher die Frage der systematischen Stellung dieser Form offen.

Nackte Rhizopoden.

Die Ausbeute an Amöben war bei meinen Züchtungsversuchen über Erwarten groß, und im Verlauf der Untersuchungen tauchte immer noch eine oder eine andere Form auf, die vorher nicht beobachtet war. Da es sich bei diesen Formen zweifellos um ein sporadisches Vorkommen handelt, habe ich sie — von einigen Ausnahmen abgesehen — unberücksichtigt gelassen. Die Bestimmung resp. die Identifizierung mit früher beschriebenen Arten stieß auf erhebliche Schwierigkeiten. Die Beschreibungen in der Literatur sind im allgemeinen sehr ungenau, und es besteht bei der großen

Digitized by Google

Zahl der benannten oder auch nur beschriebenen Arten wohl kaum ein Zweifel, daß die gleichen Amöbenarten von verschiedenen Forschern gesehen und in verschiedener Weise beschrieben worden sind. Eine Klarstellung dieser Verhältnisse würde weit über den Rahmen dieser Untersuchung hinausgehen. Soweit eine Identifizierung möglich war, führe ich die gefundene Art unter dem betreffenden Namen und gebe im übrigen für alle häufigen Arten die charakteristischen Merkmale an, die mir eine leichte Unterscheidung der gezüchteten Arten untereinander ermöglichten.

1. *Hartmannella fecalis* (?) (Walker).

Größe 12—18 μ, Plasma schaumig, von großen Nahrungsvakuolen durchsetzt. Cysten 10—12 μ, Plasmaleib auf frühen Stadien der Cystenbildung meist fünf- seltener vierzipfelig, sternförmig, Cystenhülle im Anfang entsprechend fünf- oder viereckig, später unregelmäßig viereckig oder dreieckig. Teilungsspindel zugespitzt. Wachstumsform [1]) zerstreut. Wandergeschwindigkeit groß. Wanderbedürfnis groß, Empfindlichkeit gering.

Diese Amöbe war unter allen gefundenen Rhizopodenarten am häufigsten vertreten. Sie fehlte nur in 5 Fällen und scheint überall verbreitet zu sein (siehe Nöller, Krosz und Arndt 1921).

2. *Hartmannella polyphagus* (Puschkarew) (*Dactylosphaerium* bei Nöller, Krosz und Arndt).

Größe 20—30 μ, Plasma wie bei der vorigen Art. Pseudopodien lang, fingerförmig, mehr oder weniger zahlreich (Nöller 1922 s. Abb. 42). Cysten cr. 15 μ, regelmäßig fünfeckig. Spindeln spitz. Wachstumsform zerstreut. Wandergeschwindigkeit groß. Wandertrieb groß. Nahrungsbedürfnis groß. Empfindlichkeit sehr gering.

Gattung *Vahlkampfia* Chatton u. Lalung-Bonnaire (1912) emend. Calkins (1913).

Die Gattung wurde 1912 von Chatton u. Lalung-Bonnaire für diejenigen Amöben mit bläschenförmigem Kern aufgestellt, bei dem der Binnenkörper bei der Teilung erhalten bleibt, sich teilt und in jedem der Tochterkerne zum Binnenkörper wird. Calkins (1913) beschränkt auf die Gattung die Formen, die keine Geißeln bilden.

1. *Vahlkampfia limax* Vahlkampf.

Größe 15—20 μ. Plasma fein vakuolig. Ectoplasma wenig entwickelt. Cysten rund, äußere Cystenhülle der inneren ziemlich eng

[1]) Die Angaben über die Wachstumsform bezieht sich auf den Fall der Übertragung relativ weniger Individuen (Punktimpfung mit der Platinöse).

Digitized by Google

anliegend, bei älteren Cysten unregelmäßig gefaltet. Wachtumsform geschlossen. Wandergeschwindigkeit sehr gering, Wanderbedürfnis groß. Empfindlichkeit gering.

2. *Vahlkampfia* spec. II.

Größe 18—24 μ. Plasma gröber vakuolisiert. Ectoplasmaentwicklung gering. Cysten ca. 15 μ, unregelmäßig, Cystenhülle jedoch nicht eingedrückt wie bei *Hartmannella fecalis*. Wachstumsform geschlossen unter Bildung baumförmig verästelter Ausläufer. Wandergeschwindigkeit mittel, Wanderbedürfnis mittel. Empfindlichkeit gering.

3. *Vahlkampfia* III.

Langgestreckte, sehr kleine *Limax*-Form, 8—12 μ lang, 2—3 μ breit. Plasma dicht. Cysten rund, 5 μ. Wachstumsform zerstreut. Wandergeschwindigkeit groß, Wanderbedürfnis groß. Empfindlichkeit gering.

Gattung *Naegleria* Alexejeff emend. Calkins.

Alexejeff (1912) stellte die Gattung unabhängig von Chatton (1912), aber etwas später als dieser, für die gleichen Formen auf, die dieser Forscher in der Gattung *Vahlkampfia* vereinigt hatte. Alexejeff hatte als Typ der Gattung eine Amöbe gewählt, die er für identisch mit *Vahlkampfia* (*Amoeba*) *limax* Duj. emend. Vahlkampf hielt, die jedoch (im Gegensatze zu der von Vahlkampf studierten Form) begeißelte Schwimmformen bildet. Calkins (1913), der die geißelbildenden Formen von den übrigen trennte, behielt für die ersteren den Gattungsnamen *Naegleria* bei. Ich fand zwei größere Arten, die der *Naegleria bistadialis* und *Naegleria punctata* entsprechen, und eine weitere sehr kleine Form.

1. *Naegleria bistadialis* (Puschkarew).

Puschkarew (1913) fand diese Art bei seinen Untersuchungen über die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft. Sie wurde von Wasilewski und Hirschfeld (1910), Wasielewski und Kühn (1914) und Kühn (1920) sehr genau cytologisch untersucht, und findet sich nach diesen Autoren regelmäßig in Aufgüssen auf Stroh aus der Umgebung Heidelbergs. Doch dürfte am allgemeinen Vorkommen der Art in Strohaufgüssen kaum ein Zweifel bestehen.

Größe 15—25 μ, Plasma grob alveolär, Ectoplasmaentwicklung gering, Pseudopodienentwicklung gering. Cysten 12—16 μ, Cystenhüllen im geringen Abstand, äußere Hülle wenig oder gar nicht geschrumpft. Zweigeißelige Schwimmformen. Wachstumsform ge-



schlossen. Wandergeschwindigkeit gering, Wandertrieb gering. Nahrungsbedürfnis groß. Empfindlichkeit gering.

2. *Naegleria punctata* (Dangeard).

Die Art wurde von Dangeard (1910) aus einem Aufguß auf Gartenerde + Kartoffelstücken gezüchtet und beschrieben und von Alexejeff (1911 u. 1912) in bezug auf die Kernteilung und die Bildung von Schwimmformen untersucht.

Größe 15—30 μ. Plasma grob alveolär, Ectoplasmaentwicklung gering, Pseudopodienentwicklung stärker als bei *Naegleria bistadialis*. Meist zwei bis drei lange Pseudopodien. Cysten 12—15 μ, Cystenhülle von Poren durchbrochen, die ein sofortiges Erkennen der Art ermöglichen. Zweigeißelige Schwimmformen. Wachstumsform geschlossen unter Bildung schmaler wenig verästelter Ausläufer. Wandergeschwindigkeit mittelgroß, Wanderbedürfnis mittelstark. Nahrungsbedürfnis groß. Empfindlichkeit gering.

3. *Naegleria* spec. III.

Größe 6—12 μ, Plasma grob alveolär, Ectoplasmabildung gering, Pseudopodienbildung gering. Cysten 6—8 μ, regelmäßig. Zweigeißelige Schwimmformen. Wachstumsform geschlossen. Wandergeschwindigkeit gering. Wanderbedürfnis gering, aber stärker als bei *Naegleria bistadialis*. Empfindlichkeit gering.

Gattung *Sappinia* Dangeard.

Dangeard (1910) schuf die Gattung für einen zweikernigen amöbenartigen Organismus, den er in die Myxomycetenfamilie der Acrasieen stellte; doch ist die Gattung noch nicht genug untersucht, um ein abschließendes Urteil über die systematische Stellung zu fällen.

Sappinia (*Amoeba*) *diploïdea* Hartmann u. Nägler.

Die Art wurde von Hartmann u. Nägler (1908) zuerst aus dem Enddarm der Eidechse (*Lacerta muralis*), späterhin aus Gartenerde gezüchtet. Diese Forscher stellten gemeinsame Encystierung zweier Individuen und nachfolgende Kopulation fest. Die Einreihung in die Gattung *Sappinia* erfolgte durch Alexejeff (1912), und die Abildungen Dangeard's sprechen stark zugunsten der Ansicht, daß die von ihm gezüchtete Form und *Amoeba diploïdea* in die gleiche Gattung gehören.

Größe 20—35 μ, Tiere in frischen Kulturen größer, in älteren kleiner. Plasma normaler Tiere klar. körnig. Ectoplasma reichlich

Digitized by Google

entwickelt. Körper von einer Pellicula bedeckt. Die Art fällt durch ihr glänzendes Aussehen sofort auf. Kerne gewöhnlich nebeneinanderliegend, an der Berührungsstelle meist etwas abgeplattet. Cysten von zwei Individuen gebildet, gleißmäßig rund; Plasmainhalt sehr hell. Wachstumsform sehr zerstreut. Wandergeschwindigkeit gering, Wanderbedürfnis groß. Empfindlichkeit groß.

Anhangsweise möchte ich erwähnen, daß ich den Myxomyceten *Dictiostelium mucoroïdes* in drei Fällen züchtete. Doch wurde ich auf diese Form erst spät aufmerksam, so daß es möglich ist, daß sie mir in manchen Fällen entgangen ist.

Wenn in der Übersicht bei der biologischen Charakterisierung in erster Linie auf die unterscheidenden Merkmale Gewicht gelegt wurde, so darf doch nicht außer acht gelassen werden, daß die Mehrzahl der aufgeführten Formen eine Reihe gemeinsamer Züge zeigt. Übereinstimmend ist bei diesen: 1. das geringe Feuchtigkeitsbedürfnis, ja eine Art Empfindlichkeit gegen Feuchtigkeit, die sich z. B. darin äußert, daß diese Formen, wenn man die Platte abschwemmt (z. B. mit Pferdekotdekokt, das den Bakterien ein üppiges Wachstum gestattet), entweder eingehen, sich encystieren oder erst nach einer Periode der Depression wieder lebhafter werden. In jedem Falle ist aber ein Sinken der vegetativen Aktivität festzustellen. Ebenso zeigen die Flüssigkeitskulturen, die von den Cysten dieser Arten in Heu-, Stroh-, Pferdekotdekokt und Bouillonlösungen angelegt werden, weit geringeres Wachstum als die Agarplatten. Wir haben in ihnen also Formen zu sehen, deren normaler Aufenthaltsort nicht ein flüssiges Medium ist (geschweige denn das Süßwasser), sondern die angefeuchtetes festes Substrat bevorzugen. 2. Der frühe Beginn und die relativ kurze Dauer der vegetativen Aktivität. Die Ekcystierung erfolgt meist im Laufe von 6—10 Stunden nach der Übertragung der Cysten auf frischen Nährboden. Die Encystierung setzt bei einigen Arten, wie wir sahen, schon nach 1—2 Tagen nach dem Ausschlüpfen ein. 3. Die hohe Vermehrungsrate, die bei den größeren Formen mit drei Teilungen in 24 Stunden, bei den kleineren bis zu 6, ja vielleicht noch darüber zu beziffern ist. 4. Die geringe Empfindlichkeit gegen Stoffwechselprodukte, die es den Tieren ermöglicht, nahezu jeder Bakterienentwicklung standzuhalten. 5. Der schnelle Verlauf der Encystierung, die meist nur wenige Stunden in Anspruch nimmt. Ich werde weiter unten nach der Besprechung der Züchtungsergebnisse zu zeigen versuchen, welche Bedeutung wir diesen Eigenschaften beizumessen haben.

Die beigegebene Tabelle bringt eine Übersicht über die Ver-

Digitized by Google

teilung der gezüchteten Arten. Die selteneren Formen sind nur so weit aufgeführt, als sie besonderes Interesse beanspruchen und im vorhergehenden Teil der Arbeit erwähnt worden sind.

Um zu einer richtigen Wertung der Züchtungsresultate, wie es sich in den Zahlen der Endspalte ausdrückt, zu gelangen, ist es nötig, einige Erwägungen vorauszuschicken.

Da es sich bei allen gezüchteten Rhizopodenarten um nicht parasitische Formen handelt, die im Verdauungskanal entweder gar nicht oder nur ausnahmsweise zur Entwicklung gelangen, also keine ständigen Bewohner des Darmes darstellen, so werden wir die einzelne nur dann im Kot antreffen, wenn ihre Dauerform entsprechende Zeit vorher in den Verdauungskanal gelangt ist und ohne Schädigung passiert hat.

Sehen wir zunächst von der letzteren Bedingung ab, so ist der Grad der Wahrscheinlichkeit, daß eine beliebige Art aus dem Kot gezüchtet wird, unmittelbar durch die zahlenmäßige Verbreitung ihrer lebensfähigen Dauerform bestimmt, und zwar müssen wir annehmen, daß eine größere Zahl von Cysten einer gezüchteten Art in den Verdauungskanal gelangt ist, da die untersuchte Kotprobe nur einem Teil der jeweils aufgenommenen Nahrung entspricht, ja sogar, daß in jeder Kotprobe mehrere bis viele Cysten dieser Art vorhanden sind.

Bestätigt wird diese Annahme durch die Tatsache, daß sich die meisten gezüchteten Arten in allen Stammkulturen gleichzeitig entwickeln. Wenn eine seltenere Art in manchen Fällen nur aus der einen oder anderen Stammkultur gezüchtet wurde, so läßt sich das wohl dadurch erklären, daß die wenigen ausgeschlüpften Tiere nur hier Lebensbedingungen vorfanden, die ihnen eine Entwicklung ermöglichten. Wir müssen uns ferner vergegenwärtigen, daß das untersuchte Material von lauter verschiedenen Tieren stammte und zu verschiedenen Zeiten des Jahres gesammelt wurde. Da ist denn die Annahme, daß die Cyste selbst der häufigen Kotbewohner fortgesetzt und regelmäßig von unter ganz verschiedenen Bedingungen lebenden Tieren aufgenommen würde, von vornherein auszuschließen. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, dürften die für die einzelnen Arten gefundenen Zahlen, die auf den ersten Blick als relativ niedrig erscheinen könnten, doch als recht hoch gelten, und wir sind berechtigt, bei der Mehrzahl der aufgeführten Arten von einem regelmäßigen Vorkommen im Pferdekot zu sprechen.

Fassen wir statt der einzelnen Arten die Gattungen ins Auge,

Digitized by Google

so sehen wir, daß die Gattung *Hartmanella* (*Polyphagus*-Gruppe) in 46 Fällen vertreten ist, die Gattung *Vahlkampfia* in 42, *Naegleria* in 29, *Chlamydophrys* in 25, *Rhogostoma* in 25, die *Sappinia* in 15 und *Cochliopodium* in 14 Fällen.

Als Leitformen der Rhizopodenfauna des Pferdekotes dürften anzusehen sein: *Chlamydophrys*, *Hartmannella fecalis*, *Vahlkampfia limax*, *Naegleria bistadialis* und *Naegleria punctata*, *Sappinia diploïdea* und *Chochliopodium bilimbosum*.

Haben wir bis jetzt die einzelnen Arten und Gattungen betrachtet, so ist es noch nötig, die Resultate, die sich für die einzelnen Kotproben ergeben, einer Würdigung zu unterziehen.

Zunächst können wir feststellen, daß im Kot stets die *Hartmannella fecalis* oder eine oder die andere *Vahlkampfia*- oder *Naegleria*-Art vertreten ist. Meist jedoch sind sowohl die erstere wie auch Vertreter der beiden letzteren Gattungen vorhanden. Dann aber sehen wir, daß einer Anzahl von Proben, in denen sich nur wenige Formen (1—3) vorfanden, eine ungefähr gleiche Zahl gegenübersteht, die eine artenreiche Fauna enthielten. Ja, es ergibt sich, daß die selteneren, auch die nicht in der Tabelle aufgeführten Arten gerade in diesen Kulturen vorkamen. Das läßt uns vermuten, daß das Auftreten einer bestimmten Form im Kot an besondere Bedingungen geknüpft ist, daß wir es mit gesetzmäßigen Zusammenhängen zu tun haben. Diese Zusammenhänge und die Bedeutung der Züchtungsergebnisee überhaupt sollen den Gegenstand der folgenden Schlußbetrachtungen bilden. Die Aufnahme der Cysten der Kotbewohner kann entweder mit der Nahrung und dem Trinkwasser erfolgen, oder durch Schlucken von Staub oder schließlich durch Fressen der verunreinigten Streu. Die Voraussetzung dafür, daß die Cysten einer bestimmten Art an einer dieser der Aufnahme günstigen Stellen regelmäßig in reichlicher Zahl vorhanden sind, ist, daß diese Art die Fähigkeit hat, sich schnell zu entwickeln und stark zu vermehren, daß sie unempfindlich ist gegen starke Bakterienentwicklung, daß ihr Feuchtigkeitsbedürfnis gering ist und daß sie sich innerhalb kurzer Zeit encystieren kann. Das sind aber die gleichen Eigenschaften, die wir für die Mehrzahl der gezüchteten Formen feststellen konnten.

Weiterhin ist es nötig, daß die Cysten den Darmkanal ohne Schädigung passieren können. Nun zeigt es sich, daß vom eingetrockneten Cystenmaterial nur ein Teil auf frischen Platten wieder angeht. Wir dürfen annehmen, daß außerdem von den aufgenommenen Cysten ein Teil unter der Wirkung der Verdauungsfermente

Digitized by Google

zugrunde geht. Schließlich ist es wahrscheinlich, daß die Cysten gewisser Arten nur unter besonderen günstigen Umständen lebensfähig den Darmkanal wieder verlassen. Nur so läßt sich die Tatsache erklären, daß die selteneren Formen gerade in den Kulturen auftraten, die ohnehin die artreichste Fauna aufwiesen. Wir sehen also einerseits, daß eine Reihe von Rhizopoden im Pferdekot besonders günstige Bedingungen für eine reichliche Entwicklung finden und andererseits, daß sie mit Eigenschaften ausgestattet sind, die es möglich und wahrscheinlich machen, daß sie dorthin gelangen. [Es dürfte sich bei weiteren Untersuchungen herausstellen — und teilweise ist der Nachweis ja schon geführt (Nöller, Krosz und Arndt 1921) —, daß sich wie beim Pferd, so bei einer ganzen Reihe von Pflanzenfressern eine Kotfauna findet, in der die gleichen Arten mehr oder weniger vertreten sind.] Das heißt, die gezüchteten Arten weisen eine besondere Anpassung an eine bestimmte Lebensweise auf. Sie gehören einem gut charakterisierten Formenkreis von besonderer Ökologie an, den wir als den Kreis der Kotbewohner anderen Formenkreisen (z. B. des Süßwassers) gegenüberstellen können. Ja, wir können noch einen Schritt weiter gehen und sagen, daß die Kotbewohner mit ihrer Anpassung an einen oder mehrere Durchgangswirte, in diesem Falle das Pferd, auf der ersten Stufe der Entwicklung zum Parasitismus stehen.

Ebensowenig aber, wie wir gemeinhin einen Parasiten bei jedem Individuum seiner Wirtsart anzutreffen erwarten, können wir hoffen, jeden Kotbewohner in jeder Kotprobe zu finden.

Bestimmend für die Zugehörigkeit einer Form zu diesem Kreis ist neben den oben angeführten Eigenschaften, daß sie regelmäßig in einem bestimmten Bruchteil der Fälle vertreten ist, und es ist für die Einordnung in diesen Formenkreis ohne Belang, daß sie gelegentlich von Orten gezüchtet werden kann, die die Beziehung zu dem natürlichen Aufenthaltsmedium nicht ohne weiteres erkennen lassen.

Ich bin Herrn Prof. Dr. Nöller für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine mannigfache Förderung bei meinen Untersuchungen zu größtem Dank verpflichtet. Gleichfalls sei es mir gestattet, Herrn Obermedizinalrat Prof. Dr. Nocht für die Überlassung des Arbeitsplatzes und dem jetzigen Vorsteher der Protozoenabteilung des Instituts für Schiffs- und Tropenkrankheiten, Herrn Dr .Reichenow, für seine zuvorkommende Unterstützung und für seine Ratschläge meinen ergebensten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Arndt für manchen nützlichen Wink.

Digitized by Google

	1.	2.	3.	4.	5	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	24.
Chlamydophrys.	1	1		1	2	1			1		2	1			1						1		1	
Rhogostoma Schüßleri				1				1	1		1												1	
„ *minus*					1										1		1				1			
„ III	1				1	1														1				1
Cochliopodium bilimbosum				1			1					1			1	1				1				1
Trinema enchelys						1																		
Cryptodifflugia spec.		1																						
Hartmannella fecalis	1	1		1	1	1	1	1	1		1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
„ *polyphagus*								1							1				1	1			1	
Vahlkampfia limax	1	1				1		1	1		1				1	1	1		1			1		
„ spec. II		1	1		1		1					1			1		1				1		1	
„ III	1			1	1	1				1	1			1				1				1	1	
Naegleria bistadialis		1			1	1					1	1	1				1						1	
„ *punctata*	1			1	1			1	1			1		1	1	1	1	1	1	1	1		1	
„ spec. III		1				1										1								1
Sappinia diploïdea				1	1		1				1				1		1			1				
Dictiostelium mucoroïdes																								
	6	7	1	7	10	8	4	5	5	1	8	6	1	3	9	5	7	3	4	6	5	3	8	4

Literaturverzeichnis.

ALEXEIEFF, A. (1911): Sur la division nucléaire et l'enkystement chez quelques amibes du groupe Limax. I. Amoeba punctata DANGEARD. II. A. limax DUJ. (emend. VAHLKAMPF). III. A. densa n. spec. et A. circumgranosa n. spec. Conclusions générales. C. R. Soc. biol. T. 70 I: p. 455—457. II: p. 534—535. III: p. 588—591.

— (1912): Sur les caractères cytologiques et la systématique des amibes du groupe Limax (Naegleria nov. gen. et Hartmannia nov. gen.) et des amibes parasites des vertébrés (Proctamoeba nov. gen.). Bull. Soc. zool. France T. 37 p. 55—74.

— (1912): Sur le stade flagellé dans l'évolution des amibes. I. Stade flagellé chez Amoeba punctata DANGEARD. C. R. soc. biol. T. 72 p. 126.

— (1912): Sur le genre Sappinia DANGEARD. Bull. soc. zool. France T. 37 p. 157—168.

AUERBACH, L. (1856): Über die Einzelligkeit der Amöben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 7 p. 365—430.

BĚLAŘ, K. (1921): Untersuchungen über Thecamöben der Chlamydophrys-Gruppe. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 p. 287—354.

BEYERINCK, M. W. (1896): Kulturversuche mit Amöben auf festem Substrate. Zentralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 19 p. 257—267.

BREUER, R. (1916): Fortpflanzung und biologische Erscheinungen einer Chlamydophrys-Form auf Agarkulturen. Arch. f. Protistenk. Bd. 37 p. 65—92.

CALKINS, G. N. (1913): Genera and species of amoeba. Transact. of the XVth internat. congr. on hygiene and demography. Washington Vol. 2 p. 287—305.

CASAGRANDI, O. u. BARBAGALLO, P. (1897): Über die Kultur von Amöben. Zentralbl. f. Bakt., I. Abt., Bd. 21 p. 579—589.

Digitized by Google

26.	27.	28.	29.	30.	31.	32.	33.	34.	35.	36.	37.	38.	39.	40.	41.	42.	43.	44.	45.	46.	47.	48.	49.	50.	
1			1				1	2	1	1			1			1			1		1		1		25; 3×2.
	1		1						1		1									1					10.
	1											1										1			7.
				1								1											1		8.
1				1				1			1					1			1				1		14.
								1											1						3.
			1					1																	3.
1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	46.
			1						1	1						1			1			1	1		12.
1		1	1				1	1				1			1			1	1		1	1			23.
		1		1	1	1					1	1					1				1			1	19.
			1								1		1	1				1				1	1		17.
	1		1						1	1				1		1				1		1	1		17.
	1			1			1		1		1	1					1	1				1		1	25.
				1				1				1	1										1		9.
1			1					1			1		1			1				1		1			15.
					1									1				1							3.
5	5	3	9	6	2	2	4	9	6	4	7	7	5	4	2	6	3	5	6	4	4	8	8	3	

Cauchemez, L. (1921): Frequence des amibes iodophiles chez le porc, en France. Bull. soc. path. exot. T. 14 p. 321—322.

Celli, A. u. Fiocca, R. (1894): I. Beiträge zur Amöbenforschung. II. Über die Klassifikation der Amöben und einige gezüchtete Spezies. Zentralbl. f. Bakt., I. Abt., I.: Bd. 15 p. 470—473, II.: Bd. 16 p. 329—339.

Chatton, E. (1910): Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les amoebiens. Faits et théories. Arch. zool. exp. et gen. T. 45 p. 267—337.

— (1912): Sur quelques genres d'amibes libres et parasites. Synonymies, homonymie, impropriété. Bull. soc. Zool. France T. 37 p. 109—144 et p. 168.

Chatton et Lalung-Bonnaire (1912): Amibe limax (Vahlkampfia n. g.) dans l'intestin humain. Son importance pour l'interprétation des amibes du culture. Bull. soc. path. exot. T. 5 p. 135—141.

Cienkowski, L. (1876): Über einige Rhizopoden und verwandte Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12 p. 15—50, 5 Taf.

Cunningham, D. D. (1881): On the developement of certain microscopic organisms occuring in the intestinal canal. Quart. journ. micr. sci. N. S. Vol. 21 p. 234—290.

Dangeard, P. A. (1896, 1897): Contribution à l'étude des Acrasiées. Le botaniste Ser. 5 p. 1—20.

— (1902): La téléomitose chez l'Amoeba gleichenii. C. R. acad. sci. T. 135 No. 24 15. Dez.

— (1910): Études sur le développement et la structure des organismes inférieurs. Le botaniste T. 11 p. 1—311, 33 Taf.

Dobell, C. (1909): Researches on the intestinal protozoa of frogs and toads. Quart. journ. micr. sci. Vol. 53 N. S. p. 201—277.

Digitized by Google

Dobell, C. (1914): Cytological studies on three species of Amoeba, A. lacertae Hartmann, A. glebae n. spec., A. fluvialis n. spec. Arch. f. Protistenk. Bd. 34 p. 139—189.

Feibel, B., (1922): Die Jodamoeba bütschlii beim Schweine und die Bedeutung dieser Infektion des Schweines für den Befall des Menschen mit diesem Parasiten. Inaug.-Dissert. d. Tierärztl. Hochsch. Berlin 1922.

Frosch, P. (1897): Zur Frage der Reinzüchtung der Amöben. Vorl. Mitteilung. Zentralbl. f. Bakt., I. Abt., Orig.-Bd. 21 p. 926—932.

— (1909): Beitrag zur Biologie saprophytischer Amöben. Zeitschr. f. Krebsforschung Bd. 8 p. 1—12.

Gabriel, B. (1876): Untersuchungen über Morphologie, Zeugung und Entwicklung der Protozoen. Morphol. Jahrb. Bd. 1 p. 535—572.

Gläser, H. (1912): Untersuchungen über die Teilung einiger Amöben, zugleich ein Beitrag zur Phylogenie des Centrosoms. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 p. 27—152.

— (1912): Über Kernteilung, Encystierung und Reifung von Amoeba mira n. spec. Arch. f. Protistenk. Bd. 27 p. 172—194.

Hartmann, M. u. Nägler, K. (1908): Kopulation bei Amoeba diploïdea n. spec. mit Selbständigbleiben der Gametenkerne während des ganzen Lebenszyklus. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, 4. Jan. 1908, p. 1—15.

Hertwig, R. u. Lesser, E. (1874): Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10 Suppl.-Heft p. 35—243.

Jollos, V. (1917): Untersuchungen zur Morphologie der Amöbenteilung. Arch. f. Protistenk. Bd. 37 p. 229—275.

Kartulis (1891): Einiges über die Pathogenese der Dysenterieamöben. Zentralbl. f. Bakt. Bd. 9 p. 365—372.

Kühn, A. (1920): Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung. Teil I: Zur Morphologie der Kernteilung von Vahlkampfia bistadialis. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Orig. Bd. 46 S. 259—327.

Leyden, E. v. u. Schaudinn, F. (1896): Leydenia gemmipara Schaudinn, ein neuer in der Ascitesflüssigkeit des lebenden Menschen gefundener, amöbenähnlicher Rhizopode. Sit.-Ber. Akad. Wiss. Berlin Bd. 39 p. 951—963, 1 Taf.

Mouton, H. (1902): Recherches sur la digestion chez les amibes et sur leur diastase intracellulaire. Ann. Inst. Pasteur T. 16 p. 457—509.

Musgrave, W. E. u. Clegg, M. T. (1904): Amebas: Their cultivation and etiologic significance. Dept. of the interior Bur. of Governm. Laboratories. Biol. Laboratory 1904 No. 18, Okt.

Nägler, K. (1908): Entwicklungsgeschichtliche Studien über Amöben. Arch. f. Protistenk. Bd. 15 p. 1—52.

Nöller, W. (1921): Über einige wenig bekannte Darmprotozoen des Menschen und ihre nächsten Verwandten. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 25 p. 35—46.

— (1922): Die wichtigsten parasitischen Protozoen des Menschen und der Haustiere. I. Teil: Einführung in die allgemeine Kenntnis und die Untersuchung der parasitischen Protozoen, und Abschnitt I: Die parasitischen Rhizopoden. In: Ostertag-Wolffhügel-Nöller, Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere Bd. 1. Berlin, R. Schoetz.

Nöller, W., Krosz, K. u. Arndt, A. (1921): Die Rhizopodenfauna des Pferdekotes und des Straßenstaubes in ihren Beziehungen zu Darmpassanten des Menschen. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. Bd. 25 p. 114—120.


Digitized by Google

O'Connor, F. W. (1920): A preliminary note on two intestinal parasites in pigs. Med. journ. Australia 2. Okt. Bd. 2 Nr. 14 p. 337.

Oehler, R. (1916): Amöbenzucht auf reinem Boden. Arch. f. Protistenk. Bd. 37 p. 175—190.

Prowazek, S. v. (1910): Giftwirkung und Protozoenplasma. Arch. f. Protistenk. Bd. 18 p. 221—244.

— (1910): Studien zur Biologie der Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 20 p. 201—222.

Puschkarew, B. M. (1913): Über die Verbreitung der Süßwasserprotozoen durch die Luft. Arch. f. Protistenk. Bd. 28 p. 323—362.

Schüssler, H. (1911): Chlamydophrys schaudinni n. spec. Arch. f. Protistenk. Bd. 22 p. 366 - 369.

Tsujitani, J. (1898): Über die Reinkultur der Amöben. Zentralbl. f. Bakt., I. Abt., (Orig.) Bd. 24 p. 666—670.

Vahlkampf, E. (1905): Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von Amoeba limax einschließlich der Züchtung auf künstlichem Nährboden. Arch. f. Protistenk. Bd. 5 p. 167—221.

Walker, E. L. (1908): The parasitic amebae of the intestinal tract of man and other animals. Journ. of med. research Vol. 17 p. 379—459.

— (1911): A comparative study of the amoeba in the Manila water supply, in the intestinal tract of healthy persons and in amoebic dysentery. Philippine journ. of sci. Sect. B Vol. 8 p. 253—331.

Wasielewski, Th. v. u. Hirschfeld, L. (1909): Zur Technik der Amöbenuntersuchung. Hyg. Rundsch. Jahrg. 19 Nr. 16 p. 925—930.

— — (1910): Untersuchungen über Kulturamöben. Abh. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., Math.-nat. Kl., Jahrg. 1910 Nr. 1, 31 S.

— u. Kühn, A. (1914): Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkerns. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 38 p. 253—326.

Wenyon, C. M. (1907): Observations on the protozoa in the intestinal of mice. Arch. f. Protistenk. Supl.-Bd. 1 p. 169—201.

Wülker, G. (1911): Die Technik der Amöbenzüchtung. Zentralbl. f. Bakt. I. Abt. (Referate) Bd. 50 p. 577—610.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Weitere Beiträge zur Physiologie der pulsierenden Vakuole von *Paramaecium*.

I. Lyotrope und cytotrope Reihen.

Von

W. Stempell (Münster i. W.).

(Hierzu 1 Tabelle und 1 Textfigur.)

Einleitung.

Die hauptsächlich von Degen[1]) und mir[2]) vertretene und begründete Auffassung, daß die pulsierende Vakuole ein vorwiegend osmotisches System sei, dürfte jetzt kaum noch ernstlichen Widerspruch finden und ist auch noch in einer neueren Arbeit von Herfs[3]) wieder vertreten worden. Mit der Feststellung dieser Tatsache sind aber alle an den pulsierenden Vakuolen beobachteten Erscheinungen keineswegs restlos erklärt. Sehen wir hier zunächst einmal davon ab, daß die zahlenmäßigen Angaben der einzelnen Untersucher oft stark voneinander abweichen, und ferner von der auch von mir (l. c. p. 453) erörterten Tatsache, daß ceteris paribus zuweilen sogar vordere und hintere Vakuole des gleichen Tieres erhebliche Unterschiede in der Frequenz aufweisen — ein Umstand, der neben-

---

[1]) Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. in: Botan. Ztg. Jg. 63, 1905 p. 160 ff.

[2]) Über die Funktion der pulsierenden Vakuole und einem Apparat zur Demonstration derselben. in: Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. und Physiol. Bd. 34 1914 p. 437 ff.

[3]) Die pulsierende Vakuole der Protozoen, ein Schutzorgan gegen Aussüßung. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 44, 1922 p. 227 ff.



bei gesagt, der erblichen Analyse schon Schwierigkeiten machen würde —, so bleibt noch eine ganze Reihe von Tatsachen, welche die — an sich zweifellos richtige — Osmosetheorie doch noch nicht als eine ganz restlose Erklärung erscheinen lassen. Ich habe in meiner Arbeit (l. c. p. 448 ff.) einige dieser offenbar gesetzmäßigen Abweichungen unter dem Thema „Giftwirkungen“ schon kurz besprochen und damals gefunden, daß eine Anionenreihe Fl > Cl > J > Br zu gelten scheint, deren Giftigkeitsgrenzen sich annähernd wie die Atomgewichte verhalten. Der Begriff der Giftwirkung konnte aber damals nicht weiter analysiert werden. Weitere Fortschritte waren hier nur zu erhoffen, wenn man von physikalisch-chemischen Gesichtspunkten ausging. Die Abweichungen, welche starke Elektrolyte von den osmotischen Gesetzen zeigen, haben bekanntlich schon vor längerer Zeit dazu geführt, die Ionen in bezug auf ihre Fähigkeit zur Hydratation genauer zu untersuchen, und man war hier dazu gekommen, bestimmte, z. B. bei der Entquellung (Aussalzung) der hydrophilen Kolloide durch Neutralsalze gültige Ionenreihen aufzustellen, die sich mit den zuerst von Hofmeister[1]) angegebenen, für die verschieden starke Ausfällung der Kolloide durch Salze maßgebenden sogenannten Fällungsreihen deckten. Die gleiche, in ihren letzten Ursachen noch umstrittene Gesetzmäßigkeit trat dann auch bei vielen biologischen Erscheinungen hervor.[2]) Man bezeichnet nach dem Vorgange von Freundlich[3]) die der Fällungswirkung (Entquellungswirkung) entgegengesetzte Lösungswirkung (Quellungswirkung) der Neutralsalze jetzt häufig als Lyotropie. Dieselbe ist für verschiedene Anionen und Kationen verschieden groß, und die resultierenden lyotropen Reihen kehren sich bei umgekehrter Reaktion je nach dem Ojekt ganz oder teilweise um. So gilt im allgemeinen in alkalischer Lösung bei der Fällungswirkung an kolloidalem Eiweiß die Kationenreihe $Li^{\cdot} < Na^{\cdot} < K^{\cdot} < Rb^{\cdot} < Cs^{\cdot} < NH_4^{\cdot} < Mg^{\cdot\cdot} < Ca^{\cdot\cdot}$ (wobei also $Ca^{\cdot\cdot}$ die stärkste Fällungswirkung hat) und die Anionenreihe

$$SCN' < J' < Br' < NO_3' < Cl' < CH_3COO' < HPO_4'' < \text{Tartrat} < \text{Citrat} < SO_4''$$ [4]).

[1]) Verschiedene Aufsätze in: Arch. f. exper. Pathol. Bd. 24, 1887 p. 1, 247. Bd. 28, 1891 p. 210, 247.

[2]) Vgl. darüber Höber, Physik. Chemie d. Zelle u. d. Gewebe 4. Aufl. 1914 p. 309 ff., Oppenheimer, Handb. d. Biochemie 2. Aufl. 1923 Bd. 2 p. 80. Bechhold, Die Kolloide in Biologie und Medizin. 3. Aufl. 1920 p. 87, 320 u. a. Stfmpell u. Koch, Elemente der Tierphysiologie. 2. Aufl. 1923 p. 144. v. Tschermak, Allg. Physiologie Bd. 1 1916 p. 130 u. a.

[3]) Kapillarchemie, Dresden 1909 p, 54, 410 ff.

[4]) cit. nach Tschermak l. c. p. 129, 130.

Digitized by Google

Bei verdünnten Chloridlösungen und Säureeiweiß kehren sich die Reihen geradezu um. Auch im einzelnen hat die Natur des Eiweißkörpers, die H-Ionenkonzentration und die Art des zugehörigen Anions bzw. Kations Einfluß auf die Reihenfolge, und besonders über die Stellung von SCN' und SO_4'' finden sich abweichende Angaben in der Literatur.[1])

Die Reihen, die man bisher bei der Beeinflussung der verschiedensten organischen Prozesse (Flimmerbewegung, Plasmazerfall im Stiel von *Zoothamnium*, Wachstum der Pflanzen, Muskelerregbarkeit, Ruhestrom des Muskels, Nervenerregbarkeit, Hämolyse usw.) durch Salze gefunden hat und die man als cytotrope, cytotoxische, cytolytische oder Übergangsreihen bezeichnet hat, zeigen zwar hier und da einzelne Abweichungen von den rein physikalisch-chemischen lyotropen Reihen, aber im großen und ganzen doch eine so große Übereinstimmung mit diesen, daß man hier die gleiche Gesetzmäßigkeit annehmen muß. So gilt z. B. für eine bei der Ausfällung von Hämoglobin aus künstlichen Lösungen, also für eine Versuchsanordnung, die gewissermaßen in der Mitte zwischen biologischem und physikochemischem Experiment steht, in neutraler, schwach saurer und alkalischer Lösung die Kationenreihe $Li^{\cdot} < Na^{\cdot} \ldots\ldots < K^{\cdot}$; in saurer Lösung die Anionenreihe $SCN' > NO_3' > Cl' > CH_3COO' > SO_4''$, in neutraler und alkalischer Lösung dagegen die umgekehrte Anionenreihe: $SCN' < NO_3' < Cl' < CH_3COO' < SO_4''$.[2]) Der Kationenreihe und der „sauren“ Anionenreihe werden wir auch weiter unten begegnen.

Da meines Wissens die Frequenz der pulsierenden Vakuole auf diese Gesetzmäßigkeiten, deren Einfluß auf die Permeabilität der Zellmembran und damit das Vakuolenspiel ja so wahrscheinlich ist, noch nicht geprüft worden ist, habe ich eine derartige Untersuchung angestellt und — wie ich hier vorwegnehmen darf — zu meiner Überraschung eine fast noch größere Übereinstimmung der ermittelten Reihen mit den lyotropen Reihen gefunden, als sie von den meisten anderen cytotropen Reihen bekannt war. Ich teile die in dieser Richtung erzielten Resultate hier mit und behalte mir vor, bei späterer Gelegenheit die Analyse der Vakuolenfunktion auch noch nach anderer Richtung hin (cytotoxische Wirkungen, Ionenantagonismus usw.) zu vervollständigen.

---

[1]) Leider führt die etwas verwirrende Schreibweise auch häufig zu Irrtümern und Druckfehlern, besonders in Lehr- und Handbüchern!

[2]) Vgl. Michaelis, L.: Praktikum der physikalischen Chemie. Berlin 1921 p. 16.

Digitized by Google

Material und Untersuchungsmethode.

Als Material diente *Paramaecium*, und zwar wurde, soweit es möglich war, darauf geachtet, daß es sich stets um *Paramaecium caudatum* handelte. Die Infusorien wurden in der üblichen Weise in Heukulturen gezüchtet, dann wurde das Material in senkrecht stehenden weiten Glasröhren unter Benutzung des negativen Geotropismus der Tiere und schließlich noch mittels einer Handzentrifuge weiter konzentriert. Da es darauf ankam, die rein osmotische Wirkung auszuschalten, so wurden als Untersuchungsflüssigkeiten nur isotonische Lösungen verwandt. Die benötigte Konzentration der verschiedenen Salze wurde ermittelt, indem das Molekulargewicht durch den isotonischen Koeffizienten [1]) und 100 dividiert wurde. Die so gewonnene Prozentzahl wurde dann noch mit 2 multipliziert, da bei dem Versuche die Lösung nachher, um die Paramäcien hineinzubringen, mit der gleichen Menge Wasser verdünnt werden mußte. Es wurden also in sorgfältig gereinigten Reagenzgläsern, die mit Kautschukstopfen verschlossen werden konnten, je 10 ccm einer den doppelten Prozentgehalt des Salzes enthaltenden Lösung in zweimal in Jenenser Glas destilliertem Wasser hergestellt. Als Salze dienten meist reine Merck'sche Präparate, und zwar wurden möglichst trockne Salze genommen und bis zur dritten Dezimale genau abgewogen. Die so erreichte Genauigkeit dürfte für den vorliegenden Zweck völlig ausreichen, zumal die Schwankungen in der Vakuolenfrequenz oft sogar am einzelnen Tier so groß sind, daß etwaige kleine Abweichungen von völliger Isotonie der Lösungen miteinander, wie sie durch die der Methode anhaftenden Fehlerquellen (Kristallwasser und Feuchtigkeit mancher Salze, Ungenauigkeit des isotonischen Koeffizienten usw.) entstehen könnten, dagegen gar nicht ins Gewicht fallen. Bei allen benutzten Salzlösungen wurde endlich die Wasserstoffionen-Konzentration nach unten angegebener Methode bestimmt.

In der einen Versuchsreihe (A) wurden nun in Glasklötzchen mit Hohlschliff (sog. Salznäpfchen) gleichzeitig je 0,1 ccm einer viele

---

[1]) de Vries: Analyse der Turgorkraft. in: Pringsheim's Jahrb. Bd. 14 p. 537. Als isotonische Koeffizienten wurden abgerundete Zahlen genommen, und zwar für $NaCl$: 3, KCl : 3, $RbCl$: 3, $CsCl$: 3, $LiCl$: 3, KJ : 3. KNO_3 : 3, KBr : 3, KCl : 3, KCH_3COO : 3, K_2SO_4 : 4, Rohzucker : 2, Traubenzucker : 2, $MgCl_2$: 4, $BaCl_2$: 4, $CaCl_2$: 4, $SrCl_2$: 4, $AlCl_3$: 6, NH_4Cl : 3, NaFl : 3, Na_2CO_3 : 4, $NaHCO_3$: 3, Na_2HPO_4 : 4, NaH_2PO_4 : 3, Na_3PO_4 : 5, Dinatriumtartrat : 4, Trinatriumcitrat : 5, NaJ : 3, $NaNO_3$: 3, $NaBr$: 3, $NaCl$: 3, $NaCH_3COO$: 3, Na_2SO_4 : 4, Harnstoff : 0, $MgSO_4$: 2, $(NH_4)_2SO_4$: 4, $NaSCN$: 3.


Digitized by Google

Paramäcien enthaltenden Kultur und 0,1 ccm Salzlösung gemischt und sofort mit einer Glimmerplatte bedeckt, um die Verdunstung möglichst zu verhindern. Die Kulturen wurden dann nach je 1—5 Stunden, 24 Stunden, 48 Stunden, 72 Stunden usw. mit Zeiss' Objektiv A und Ocular 2, bzw. Compensationsocular 18 untersucht. Die Dünnheit der Glimmerplatte ließ ohne weiteres eine Einstellung mit diesem Objektiv zu. Grundsätzlich wurden alle Bestimmungen der Vakuolenfrequenz also nur an solchen Tieren gemacht, die sich in einem genügend umfangreichen Medium frei bewegen konnten und nicht durch Deckglasdruck festgelegt waren. Wie ich schon in meiner ersten Vakuolenarbeit dargetan habe, wird ja die Frequenz durch den Deckglasdruck stark beeinflußt, und ich mußte daher bestrebt sein, wenigstens diese Fehlerquelle auszuschließen. Allerdings macht die Feststellung der Frequenzzahlen unter diesen Umständen erheblich größere Schwierigkeiten, und lange Beobachtungsreihen am einzelnen Tier ließen sich so nur selten gewinnen; aber bei einiger Übung erhält man, besonders wenn man Comp. Oc. 18 und künstliche, etwas schiefe Beleuchtung anwendet, auch so genügendes Material. Natürlich ist es meist unmöglich, an einem schnell schwimmenden Tier die Vakuolenfrequenz zu bestimmen; aber es finden sich, besonders nachdem die erste Shockwirkung vorüber ist, immer genügend viele thigmotaktisch einige Zeit festliegende oder sich am Flüssigkeitsrand bzw. an Nahrungsmaterial langsam durcheinander schiebende Tiere, die sichere Feststellungen erlauben. Als Zeitmesser dienten ein auf Sekundenschlag eingestelltes Metronom und eine Stoppuhr. Die Versuchsreihe B wurde in der gleichen Weise wie A angestellt; nur wurde durch zweimaliges Zentrifugieren die Kulturflüssigkeit vollständig entfernt und durch destilliertes Wasser ersetzt, mit anderen Worten, es wurden die im Kulturmedium befindlichen Salze ausgeschaltet. Es zeigte sich aber, daß dies nur in unvollkommener Weise möglich war, da bei dem Einbringen der Paramäcien in das destillierte Wasser meistens sofort viele Tiere abstarben, und so doch wieder unbekannte Salze in die Flüssigkeit hineingelangten. Trotzdem starben auch die übrigen Tiere meist eher ab als bei Versuchsanordnung A, und es konnten daher für das zunächst ins Auge gefaßte Problem aus der Versuchsserie B nicht so gute Ergebnisse erzielt werden wie aus A. Immerhin waren sie als Kontrolle brauchbar und ließen auch hier und da Schlüsse über toxische Wirkungen ungenügender Ionenmischung usw. zu. Natürlich wurde bei beiden Versuchsreihen gleichzeitig eine Kontrolle in Kulturwasser (A) bzw. destilliertem Wasser (B) angesetzt.

Digitized by Google

Die angewandten Salze und noch einige weitere, von mir des Vergleichs halber herangezogene Stoffe, wie Harnstoff, Traubenzucker und Rohrzucker sind mit der bei den Versuchen wirklich angewandten Konzentration in der umstehenden Tabelle verzeichnet. Die Abkürzungen sind in der Tabelle erklärt. Untersucht wurde bei einer Zimmertemperatur von 19° Celsius. Um ein von der Vakuolentätigkeit unabhängiges Maß für das allgemeine Befinden der Tiere zu haben, wurde übrigens auch meist noch deren Schnelligkeit bestimmt.

Untersuchungsergebnisse.

Indem ich der Platzersparnis halber hier davon absehe, meine ausführlichen Protokolle mitzuteilen, begnüge ich mich damit, in der beistehenden Tabelle die bei den einzelnen Kombinationen errechneten Durchschnittszahlen der Frequenz (in Sekunden) aufzuführen und setze nur in Klammern jedesmal die Zahl der beobachteten Individuen (römische Ziffern) sowie die Zahl der im ganzen beobachteten Pulsintervalle (arabische Ziffern) hinzu. Alles weitere ergibt sich aus der umstehenden Tabelle.

Betrachten wir zunächst an Hand der Tabelle die Wirkung der Kationen der Alkalimetalle. Ordnet man nach den in der Tabelle gegebenen Durchschnittszahlen (unter Einsetzung einer Vakuolenfrequenz von ∞ in allen den Fällen, wo die Tiere tot waren) die Kationen je nach dem Grade an, in dem sie die Vakuolenfrequenzzahl hinaufsetzen, d. h. also die Vakuolentätigkeit hemmen, so ergäbe sich bei Berücksichtigung des allgemeinen Durchschnitts der Versuchsserien A und B die Reihe:

$$K > Rb > Cs > Li > Na.$$

Die gleiche Reihe erhält man aus dem Durchschnitt von A allein. Nimmt man dagegen allein den Durchschnitt von Versuch A 1 und A 2 so ergibt sich etwas abweichend:

$$Cs > Rb > K > Na > Li.$$

Die aus A und B gewonnene Reihe entspricht genau der Reihe, die andere Untersucher (vgl. Bechhold l. c. p. 322) bei der Herabsetzung der Erregbarkeit der Nerven gefunden haben und fast genau den Reihen, die sich bei der Herabsetzung der Muskelerregbarkeit und der Begünstigung der Hämolyse ergeben haben:

$$K > Rb > Cs > Na > Li,$$

eine Reihe, die sich, wenn auch etwas unsicher, herausstellt, wenn man im vorliegenden Fall Versuch B 2 für sich nimmt. Bei Berücksichtigung aller Faktoren und besonders der allgemeinen Unter-


Digitized by Google

Ta-

Frequenzzahlen der pulsierenden Vakuole von *Paramaecium caudatum* bei 19° C in verschiedenen
schnitt. Eingeklammerte Zahlen: römische = Zahl der beobachteten Individuen, arabische = Zahl
Hälfte der Individuen tot, w + = einige wenige Indivduen tot, st = meiste Individuen thigmotaktisch
stadien, l = lebend, k = etwas kontrahiert, a = ausgestreckt abgestorben, M = Metanitrophenol,
die Tiere brauchten, um bei Objektiv A und Okular 2 (Zeiss)

Salzlösung mit Angabe der im Versuch durch die Verdünnung angewandten Konzentration	Wasserstoff-exponent der benutzten Salzlösung (Ph)	Angewandter Indikator	Versuchsreihe A (Salzstammlösung mit Kulturwasser verdünnt)						
			A 1 nach ½—5 Std.	A 2 nach 24 Std.	A 3 nach 48 Std.	A 4 nach 72 Std.	A 5 nach 96 Std.	A 6 nach 8 Tagen	A 7 Sch nach ½—2 Std.
$NaCl$ 0,19 proz.	6,89	M	14 (II 5)	26 (III 6)	26,2 (II 8)	l	l	l	2
KCl 0,24 proz.	6,79	M	12,3 (II 18)	w st 40,7 (IV 10)	102,1 (II 6)	l	l	++	3,5
$RbCl$ 0,40 proz.	6,79	M	21,6 (II 3)	w st 35 (III 10)	+ 74,3 (III 3)	l	l	++	4
$CsCl$ 0,56 proz.	6,89	M	13,1 (IV 10)	st w + 103 (III 3)	++ a	++	++	++	3,5
$LiCl$ 0,14 proz.	6,79	M	14,8 (XII 73)	21,9 (V 22)	st 38,4 (III 7)	l	l	++	2,5
$MgCl_2$ 0,23 proz.	6,65	M	C	21,5 (III 10)	27 (I 2)	l	l	++	2
$BaCl_2$ 0,52 proz.	6,89	M	+ 101 (II 2)	++ bis auf 3 258 (II 2)	++	++	++	++	++
$CaCl_2$ 0,27 proz.	6,79	M	15,3 (II 8)	w st C 15 (IV 19)	17 (I 3)	l	l	++	2
$SrCl_2$ 0,39 proz.	6,84	M	st 11,4 (V 24)	w st 14 (VI 16)	st 17 (I 2)	l	l	++	st 2
$AlCl_3$ 0,22 proz.	4,26	α	++ a	++ a	++ a	++ a	++ a	++ a	++ a
NH_4Cl 0,17 proz.	6,89	M	21,1 (III 8)	w + 11,1 (IV 17)	st 20 (I 3)	l	l	++	3
NaFl 0,14 proz.	6,89	M	w + 63 (I 2)	++	++	++	++	++	k 4 +
$NaBr$ 0,34 proz.	5,48	P	21,3 (II 8)	st 23,8 (IV 10)	34 (II 3)	l	l	++	2
NaJ 0,55 proz.	6,18	P	22,4 (III 11)	C 25,2 (IV 11)	30 (II 6)	l	l	++	2 w + w st

Digitized by Google

belle.

isotonischen Lösungen. Frequenzzahlen = Zahl der Sekunden zwischen zwei Pulsationen im Durch-der Beobachtungen. Sonstige Zeichen: Es bedeutet: ++ = alle Individuen tot, + = etwa die festliegend, w st = wenige Individuen festliegend, C = einige Individuen in Conjugation, T = Teilungs-P = Paranitrophenol, α = α-Dinitrophenol, Ph = Phenolphthalein, Sch = Zeit in Sekunden, die einmal das Gesichtsfeld zu durchqueren.

Versuchsreihe B (Salzstammlösung mit destilliertem Wasser verdünnt)						
B 1 nach ½—2 Std.	B 2 nach 3—5 Std.	B 3 nach 24 Std.	B 4 nach 48 Std.	B 5 nach 72 Std.	B 6 nach 96—120 Std.	B 7 Sch nach 3—4 Std.
	+ 15 (X 23)	13,6 (I 3)	28,5 (I 2)	18 (I 2)	++	
	über 50 (I 2) w + w st	++	++	++	++	3,5
	w t w st 27 (II 3)	++	++	++	++	4
	+ k C 28 (?)	++ a	++ a	++	++	3,5
	st 12,5 (VI 22)	w st 29,6 (III 8)	+ über 100	++	++	
	+ st 11,2 (II 5)	w + 17 (II 2)	st 16,2 (II 4)	13 (III 4)	1	
st	++ a	++ a	++ a	++	++	
	w + 10,7 (VII 24)	C 24,9 (VIII 16)	17,4 (IV 5)	14,2 (V 4)	++	2
st 12,8 (III 7)	w + 50 (II 1)	+ w st 33 (III 7)	30,2 (II 4)		1	
++ a	++ a	++ a	++ a	++ a	++ a	
w +	+ 31 (I 2)	++ bis auf 4 Exemplare	++	++	++	
+ 20,8 (IV 7)	+ 93 (I 1)	+ 20 (I 2)	++	++	++	
+ 14 (I 1)	+ 11,7 (IV 7)	+ 16,8 (II 5)	50,4 (III 5)		1	
+ st 16.9 (IV 11)	+ 26 (I 3)	+ 10,4	+ 53,4 (III 5)			

Digitized by Google

Fortsetzung

Salzlösung mit Angabe der im Versuch durch die Verdünnung angewandten Konzentration	Wasserstoffexponent der benutzten Salzlösung (Ph)	Angewandter Indikator	Versuchsreihe A (Salzstammlösung mit Kulturwasser verdünnt)						
			A 1 nach $^1/_2$—5 Std.	A 2 nach 24 Std.	A 3 nach 48 Std.	A 4 nach 72 Std.	A 5 nach 96 Std.	A 6 nach 8 Tagen	A 7 Sch nach $^1/_2$—2 Std.
NaCl 0,19 proz.	6,89	M	14 (II 5)	26 (III 6)	26,2 (II 8)	1	1	1	2
Na_2CO_3 0,26 proz.	10,3	Ph	w + w st 14 (II 12)	12,3 (IV 10)	14,6 (IV 7)	1	1	++	3
$NaHCO_3$ 0,28 proz.	9,30	Ph	w st 14,5 (IV 9)	20,4 (V 12)	30 (I 2)	1	1	++	2
Na_2HPO_4 0,35 proz.	8,29	M	50,7 (IV 4)	18 (III 10)	39,3 (II 3)	1	1	++	3 k
NaH_2PO_4 0,30 proz.	6,18	P	12 (I 4)	C 18 (IV 14)	29 (I 2)	1	1	++	2
Na_3PO_4 0,32 proz.	10,3	Ph	13,5 (II 4)	10,8 (III 7)	st 41,7 (II 4)	++	++	++	+ k st
$NaNO_3$ 0,28 proz.	5,58	P	24 (II 2)	st 21,8 (II 8)	st 42,7 (III 4)	1	1	++	2
Na_2SO_4 0,35 proz.	6,43	P	25,5 (II 8)	59,3 (IV 9)	86,5 (II 2)	1	1	++	2
$NaCH_3CO_2$ 0,27 proz.	6,98	P	26,5 (I 3)	st 11,3 (V 16)	15 (II 5)	1	1	++	2
Dinatriumtartrat 0,48 proz.	6,89	M	13 (III 3)	st 19 (IV 20)	51,5 (I 2)	1	++	++	2
Trinatriumcitrat 0,48 proz.	6,49	M	+ st 17,1 (II 7)	+ 14,1 (II 8)	+ 13,5 (I 2)	++	++	++	3
NaSCN 0,27 proz.	6,68	P	18 (II 2)	w + st 57,6 (III 5)	w + st 71,3 (I 3)				2,5
KBr 0,39 proz.	6,79	M	—	21,7 (IV 14)	42,5 (I 2)	1	1	++	5
KJ 0,27 proz.	6,79	M	15,8 (III 7)	st 53,3 (I 2)	66 (II 2)		1	++	3,5
KCl 0,12 proz.	6,79	M	12,3 (II 18)	st 40,7 (IV 10)	102,1 (II 6)		1	++	3,5

Digitized by Google

der Tabelle.

Versuchsreihe B (Salzstammlösung mit destilliertem Wasser verdünnt)						
B 1 nach ½—2 Std.	B 2 nach 3—5 Std.	B 3 nach 24 Std.	B 4 nach 48 Std.	B 5 nach 72 Std.	B 6 nach 96—120 Std.	B 7 Sch nach 3—4 Std.
	+ 15 (X 23)	13,6 (I 3)	28,5 (I 2)	18 (I 2)	++	
w + 9,9 (IV 13)	w + 7,5 (VI 16)	T 9,4 (III 9)	10 (I 3)			
13,6 (I 3)	+ 23,2 (II 4)	+ 16 (IV 7)	+ 14,5 (I 2)			
+ 14 (II 5)	+ 18,7 (II 2)	+ 47 (III 3)	13 (II 4)			
10,3 (I 3)	7,7 (IV 10)	12 (II 3)		1		1,5
++	++	++	++	++	++	
+ 54,5 (III 7)	+ 58,6 (II 3)	+ 41,6 (II 3)	+ 29,3 (II 3)			
+ 13,5 (II 7)	+ 17,2 (III 5)	+ 18,6 (IV 6)	17,5 (IV 8)			
+ 21 (III 7)	+ 8 (II 4)	+ 8,7 (III 7)	7,6 (III 10)	1	1	
+ 18 (II 3)	+ über 100	+ 31 (?) (I 1)	k 25 (I 1)			
78 (I 2)	++	++	++			
	+ 30 (I 3)	+ 11,2 (I 4)	+ 16,4 (III 7)			
	+ 147 (I 1)	++ bis auf wenige	++ bis auf wenige; 15 (I 1)	++	++	
	55,6 (II 3)	++	++	++	++	
	w + C über 50 (I 1)	++	++	++	++	

Digitized by Google

Fortsetzung

Salzlösung mit Angabe der im Versuch durch die Verdünnung angewandten Konzentration	Wasserstoffexponent der benutzten Salzlösung (P_h)	Angewandter Indikator	Versuchsreihe A (Salzstammlösung mit Kulturwasser verdünnt) A 1 nach ½–5 Std.	A 2 nach 24 Std.	A 3 nach 48 Std.	A 4 nach 72 Std.	A 5 nach 96 Std.	A 6 nach 8 Tagen	A 7 nach ½–2 Std.
KNO_3 0,337 proz.	6,79	M	15,4 (IV 7)	26,2 (II 7)	39 (I 4)		1	++	4,5
K_2SO_4 0,43 proz.	6,89	M	über 100	++	++	++	++	++	4
KCH_3CO_2' 0,32 proz.	7,05	M	12,5 (I 4)	st 9,6 (IV 16)	15,5 (I 2)	1	1	++	4
$MgSO_4$ 0,60 proz.	6,43	P	w + 14,2 (II 3)	w + 16,7 (IV 7)	w + 22 (II 4)				2
$(NH_4)_2SO_4$ 0,33 proz.	6,79	M	100 (?)	+ 26,5 (I 2)	+ über 100?				3,5
Traubenzucker 0,9 proz.	5,62	P	16 (?)	C 11 (III 19)	13,7 (III 4)	++ a	++	++	2
Rohrzucker 1,71 proz.	6,34	M	12,3 (IV 3)	st C 23,7 (V 19)	22,5 (I 2)	1	1	++	2
Harnstoff 0,58 proz.	6,58	P	22,6 (IV 8)	+ über 100	++				2
Kulturwasser			10 (V 40)	10,3 (IV 14)	st 12,2 (III 15)	1	1	1	2
Destilliertes Wasser	6,18	M							
Wasserleitungswasser	7,34	M							

suchungsergebnisse scheint mir indessen, als ob die allein aus dem Versuch A 1 und A 2 gewonnene Reihe:

Cs>Rb>K>Na>Li

viel beweiskräftiger als letztere und die allgemeine Durchschnittsreihe sei, zumal die vielen, bei Versuch B meist vorhandenen abgestorbenen Individuen nicht so gut vergleichbare Zahlen ergeben wie Versuch A 1 und A 2, die ja insofern relativ günstige Bedingungen bieten, als einmal die Tiere sich dabei nicht zu kurze Zeit in der Beobachtungsflüssigkeit befanden, und andererseits unkontrollierbare Schädigungen, wie sie bei allen Versuchen nach

Digitized by Google

der Tabelle

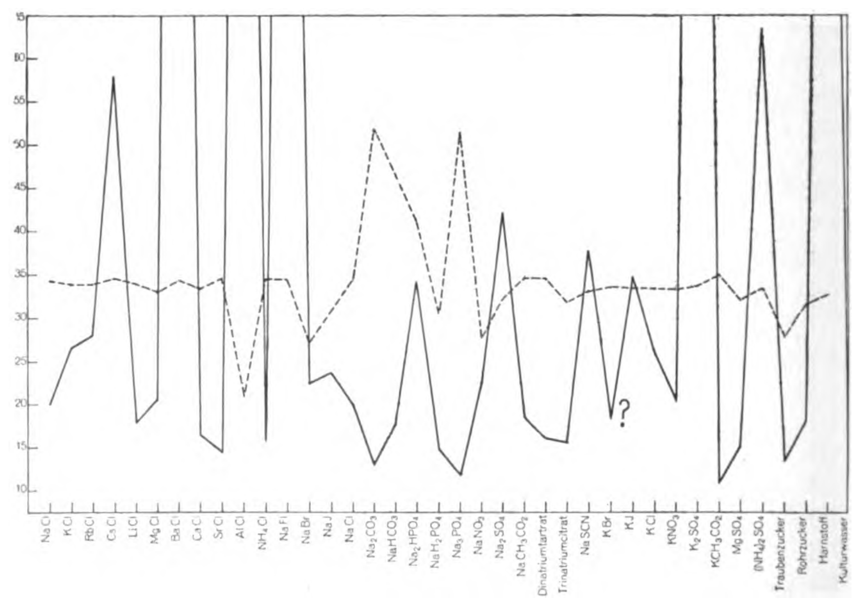
Versuchsreihe B (Salzstammlösung mit destilliertem Wasser verdünnt)						
B 1 nach ½—2 Std.	B 2 nach 3—5 Std.	B 3 nach 24 Std.	B 4 nach 48 Std.	B 5 nach 72 Std.	B 6 nach 96—120 Std.	B 7 Sch nach 3—4 Std.
	+ st 91 (I 1)	++	++	++	++	3
	+ über 100	++	++	++	++	
	+ C 13,7 (I 4)	++ a	++	++	++	
	+ 6,6 (I 3)	+ 9,1 (I 3)	+ 29,5 (II 2)			
	w + über 100?	+ k	++			
	+ 100 (?)	++	++	++	++	
	w + 32 (I 4)	w + 16 (I 4)	20,5 (I 2)	179 (I 2)	1	
	11,4 (III 5)	++	++	++	++	
w st w +	w + 7,5 (III 7)	6,5 (III 8)	12,3 (IV 23)			2

einiger Zeit eintreten, hier — nach 24 Stunden — noch nicht so groß sind, um das Ergebnis zu sehr zu trüben. Zudem entspricht die Reihe genau derjenigen, die man erhält, wenn man die Elemente nach steigendem Atomgewicht oder nach dem elektronegativen Charakter anordnet und damit den rein physikalisch-chemischen lyotropen Reihen, die sich bei Eiweißfällung in alkalischer Lösung ergeben. Bei den in der Einleitung schon erwähnten cytotropen Reihen gilt die gleiche Reihenfolge Li ⟨ Na . . . . ⟨ K für neutrale, schwach saure und alkalische Lösung und mit Vertauschung von Cs und K auch für Herabsetzung der Muskelerregbarkeit und die

Digitized by Google

Erzeugung eines Ruhestromes im Muskel. Da, wie aus der Tabelle hervorgeht, in den Versuchen neutrale oder nur sehr schwach saure Lösungen vorlagen, so stimmt also das gewonnene Ergebnis sehr gut mit dem bisher Bekannten überein, es würde bedeuten, daß die Verlangsamung der Vakuolenfrequenz eine Funktion stärkerer Aussalzung (reversibler Fällung) der Eiweißkörper wäre — eine Vorstellung, die ja durchaus plausibel ist (s. u.).

Setzt man in die Reihe noch NH_4 ein, so würde es (nach A 1 und A 2) hinter Li zu stehen kommen, d. h. an eine ähnliche Stelle, wie derjenigen, an der es bei manchen anderen physiologischen Reihen steht (hier vor oder hinter Li), während es in den eigentlichen lyotropen Fällungsreihen ganz abweichend, nämlich vor Cs steht. Diese Differenz findet sich also auch hier.



Ausgezogene Kurve: Frequenzzahlen der pulsierenden Vakuole von *Paramaecium caudatum* (in Sekunden) in isotonischen Lösungen bei 19° C (Durchschnittszahlen aus Versuch A 1 und A 2). Nach oben auslaufenden Kurven bedeuten sehr hohe Frequenzzahlen (über 100).

Gestrichelte Kurve: Mit 5 multiplizierte Wasserstoffexponenten (P_h) der Salzlösungen bei 19° C (Konzentrationen der Salzlösungen siehe Tabelle).

Wenden wir uns nunmehr zu den Kationen der Erdalkalien, zu denen ich des Vergleichs halber noch das Aluminium hinzunehme. Aus A und B zusammen ergibt sich hier die Reihe:

Digitized by Google

Al>Ba>Sr>Mg>Ca,

aus A 1 und A 2 allein:

Al>Ba>Mg>Ca>Sr.

Aus den schon angeführten Gründen halte ich letztere für die maßgebende. Der Wirkungsgrad von Ca und Mg deckt sich auch hier mit dem bei reiner Lyotropie beobachteten; dagegen stimmt die Reihe nicht mit anderen cytotropen Reihen überein, die zum Teil von ihr, doch auch untereinander, stark abweichen wie:

Mg>Ba>Sr>Ca

für Flimmerepithel [1]) und

Sr>Mg>Ca

für Geschwindigkeit des Stielzerfalls bei *Zoothamnium*.[2])

Diese Abweichungen sind aber deswegen nicht weiter verwunderlich, weil die Erdalkalimetalle bereits Übergänge von reversiblen Fällungen zu jenen irreversiblen Zustandsänderungen des Eiweißes hervorrufen, die dann bei den Schwermetallsalzen allein herrschen. Die besonders stark irreversible, „toxische“ Wirkung des Baryums ist ja schon lange bekannt. Darum steht auch das Aluminium, das uns zwar subjektiv als ein viel „harmloseres“ Metall erscheint als das ihm nahe verwandte Chrom, das aber in Wirklichkeit nicht nur chemisch, sondern auch physiologisch, wie man aus den Versuchen sieht, den Übergang zwischen Erdalkalien und Schwermetallsalzen bildet, noch vor dem Baryum. Eine Reihe nach fallendem Atomgewicht erhält man, wenn man allein B 2 berücksichtigt:

Ba>Sr>Ca>Mg.

Vergleichen wir nun die Alkalien mit den Erdalkalien! Hier ergibt sich aus A 1 und A 2:

Al>Ba>Cs>Rb>K>Mg>Na>Li>Ca>Sr.

Von den Erdmetallen und Erdalkalien würden danach nur Al und Ba stärker verzögernd wirken als die Alkalien, Ca und Sr sogar weniger, und Mg hätte seinen Platz vor Na. Wie dieses Ergebnis theoretisch zu deuten ist, steht wohl dahin; es scheint aber, als ob man bei den physiologischen Versuchen überhaupt gut täte, die Alkalien und Erdalkalien nur unter sich, aber nicht beide miteinander zu vergleichen, da bei den Erdalkalien eben teilweise irreversible Fällungen das Resultat trüben.

Wir betrachten nunmehr die Anionenwirkungen. Aus A 1

[1]) Tichomiroff, W. in: Compt. rend. soc. bel. Bd. 76, 1914 p. 693.

[2]) Koltzoff, NK. in: Pflüger's Arch. Bd. 149, 1912 p. 327 u. Arch. f. Zellforschung Bd. 7, 1911 p. 344.

Digitized by Google

und A 2 ergibt sich zunächst ohne Rücksicht auf die Reaktion [1]) die Reihe:

$$Fl > SO_4 > SCN > HPO_4 > J > NO_3 > Br > Cl > CH_3CO_2 > HCO_3 > Tartrat > Citrat > H_2PO_4 > CO_3 > PO_4.$$

Dieselbe stimmt, abgesehen von der Stellung von SO_4, überein mit folgender lyotroper Anionenreihe für saure Lösung (cit. nach Bechhold l. c. p. 88).

$$J > NO_3 > Br > Cl > CH_3CO_2 > SO_4,$$

nicht ganz so gut, aber auch annähernd mit folgender (cit. nach v. Tschermak [2]) l. c. p. 130).

$$SCN > J > Br > NO_3 > Cl > CH_3CO_2 > HPO_4 > Tartrat > Citrat > SO_4$$

und auch nur annähernd mit folgender (cit. nach Oppenheimer l. c. p. 80) [2])

$$SCN > J > Br > ClO_3 > NO_3 > Cl > CrO_3 > Tartrat > Citrat > CH_3CO_2 > PO_4 > SO_4.$$

Immerhin sind die Unterschiede dieser verschiedenen „Hoffmeister'schen Ionenreihen" unter sich fast größer als die zwischen jeder derselben und der oben von mir angegebenen Reihe. Übereinstimmend findet sich in allen jedenfalls die Folge

$$SCN > J > Br > Cl > CH_3COO.$$

Um sicher zu sein, daß die abweichende Stellung von SO_4 in meiner Reihe nicht auf irgendeiner unbekannten Fehlerquelle beruhte, habe ich außer den obiger Reihe zugrunde liegenden Natriumsalzen auch noch die wichtigsten Kaliumsalze in ihrer Wirkung miteinander verglichen. Es ergab sich dabei die Reihe

$$SO_4 > J > Br(?) > Cl > NO_3 > CH_3CO_2,$$

also für die Stellung des SO_4 das gleiche Resultat. Da auch in rein physiko-chemischen Reihen die Stellung des SO_4, wie schon oben bemerkt, oft strittig ist, und auch bei den hierher gehörigen, sonst ziemlich übereinstimmenden cytotropen Reihen SO_4 zuweilen etwas anders plaziert ist, wie z. B. bei der für Lähmung der Cilienbewegung der *Arenicola*-Larven gültigen Reihe

$$SCN > J > Br,\ NO_3,\ SO_4 > Cl,\ CH_3CO_2,$$

(cit. nach Bechhold l. c. p. 322) so dürfte wohl allzuviel Gewicht auf die Abweichung nicht zu legen sein, zumal zu berücksichtigen ist, daß ohnehin die absolute Reaktion innerhalb der für die Bestimmung der Anionenreihe benutzten Flüssigkeitsreihe viel stärker schwankt als in der für die Kationenreihe benutzten (vgl. P_h der Tabelle). Schon

[1]) Doch sei schon hier darauf hingewiesen, daß mit Ausnahme von CO_3, HCO_3, HPO_4 und PO_4 die Ionen in neutralen oder sauren Lösungen wirkten (vgl. P_h der Tabelle).

[2]) Unter Umdrehung der dort für alkalische Reaktion gegebenen Reihen.


Digitized by Google

aus diesem Grunde sind lyotrope und cytotrope Reihe hier nicht unbedingt vergleichbar.

So viel über die cytotropen Reihen, die aus den Versuchen abzuleiten sind. Es ergibt sich alles in allem, daß die Vakuolenfrequenzzahl (ausgedrückt in Sekunden), umgekehrt proportional dem osmotischen Druck in der Zelle und direkt proportional der Fällungswirkung der Salze des Mediums ist. Wenn f die Frequenz der pulsierenden Vakuole, e die Fällungs-(Entquellungs-)Wirkung der Salze, o den osmotischen Druck in der Zelle bedeutet, und k eine von der Natur des Organismus und der Art der in der Membran vorhandenen Eiweißkörper[1]) abhängige Konstante ist, so ist

$$f = \frac{k\,e}{o}$$

und für die vorliegenden Versuche, in denen der osmotische Druck überall gleich ist, könnte man, wenn man $o = 1$ annimmt, setzen:

$$f = k\,e.$$

Wie man sich den Zusammenhang zwischen der Fällungswirkung der Salze und der Frequenz der Vakuole zu denken hat, ergibt sich wohl ohne weiteres aus folgenden Überlegungen.[2]) Alle Membranen an den Oberflächen von Zellen, mögen sie nun dauernd vorhanden sein oder sich erst unter bestimmten Bedingungen als Niederschlagsmembranen bilden, stehen hinsichtlich der Durchlässigkeit sehr stark unter dem Einfluß der Salze des Außenmediums. Wenigstens teilweise sind sie als Kolloide stets der Quellung oder Entquellung unterworfen, und es muß daher auch ihre Durchlässigkeit für Wasser starken Schwankungen unterliegen. Salze mit stark entquellenden (fällenden) Wirkungen werden diese Membranen gewissermaßen dichten, also den Wassereintritt in die Zelle verringern, und bei den Infusorien wird eine entsprechende Hinaufsetzung der Frequenzzahl der pulsierenden Vakuole die Folge sein.

Bei den Versuchen habe ich nebenbei darauf geachtet, in welchen Salzlösungen eine abnorme Undurchsichtigkeit bzw. Durchsichtigkeit der Tiere zu beobachten war. Undurchsichtigkeit zeigte sich nun nicht nur bei stark fällenden Salzen wie NH_4SO_4, BaCl usw., sondern

---

[1]) Die Werte der Lyotropie gelten immer nur für bestimmte Eiweißkörper. Da unter den vorliegenden Bedingungen $(NH_4)_2SO_4$ in relativ geringer Konzentration „aussalzt", so kann man vielleicht annehmen, daß es sich um Globuline handelt.

[2]) Vgl. auch das neueste Referat von Speck: Kolloidchemische Gesichtspunkte zur Analyse der Probleme der Zellteilung, Befruchtung und ersten Entwicklung. in: Verh. D. Zool. Ges. 28. Jahresvers. Berlin, 1923.

Digitized by Google

auch zuweilen bei Salzen mit nur mittlerer oder schwacher Fällungswirkung wie Dinatriumtartrat, Trinatriumcitrat, NH_4Cl, $NaHPO_4$ und $NaNO_3$, große Durchsichtigkeit zuweilen bei LiCl. Diese Unregelmäßigkeiten hängen wahrscheinlich damit zusammen, daß die Paramäcien nicht einfache, durch eine einheitliche Membran nach außen abgeschlossene Zellen sind, sondern außerdem noch ein Cytostom haben, durch welches aktiv „biologisch" und nicht nach einfachen physikalischen Gesetzen Salzlösung in das Protoplasma hineintransportiert wird. Wären sie einfache Zellen, so könnte man vielleicht erwarten, daß sie gerade in den stärker fällenden, doch nicht tödlichen Medien relativ durchsichtig blieben, weil die Fällungswirkung an der Oberfläche den Salzen den Durchtritt ins Innere erschwert, während schwächer fällende Salze schon eher eine schwache Trübung hervorrufen könnten. So wird aber infolge der Tätigkeit des Cytostoms ein Mittelweg eingeschlagen.

Spielen nun noch andere Faktoren als Osmose und Lyotropie bei der Vakuolenfrequenz eine Rolle? Bei dem großen Einfluß, den die Wasserstoffionenkonzentration auf die Lyotropie, d. h. also auf die Quellbarkeit der Eiweißkörper und damit auf so viele Vorgänge im lebenden Organismus hat, drängt sich natürlich die Frage auf, ob man nicht auch eine direkte Beeinflussung der Vakuolenfrequenz durch die Wasserstoffionenkonzentration nachweisen kann. Ich habe daher die Wasserstoffionenkonzentration der sämtlichen von mir bei den Versuchen benutzten Lösungen — natürlich in der gleichen Verdünnung mit destilliertem Wasser, in der sie, wie in Versuch B, auf die Paramaecien wirkten — mittels der von L. Michaelis und A. Gyemant [1]) angegebenen Methode, d. h. mit Indikatoren ohne Puffer, bestimmt. Als Indikatoren wurden α-Dinitrophenol, p-Nitrophenol, m-Nitrophenol und Phenolphthalein benutzt und danach der Wasserstoffexponent (P_h) [2]) berechnet (cf. Tabelle). Ein Blick auf die beistehenden Kurven, deren eine (ausgezogene) die aus Versuch A 1 und A 2 berechnete Vakuolenfrequenz angibt, während die andere (punktierte) den mit 5 multiplizierten Wasserstoffexponenten der entsprechenden isotonischen Salzlösungen [3]) darstellt, zeigt, im Gegensatz zu anderen an In-

[1]) Bioch. Zeitschr. Bd. 109, 1920 p. 165. Anleitungen auch in L. Michaelis, Praktikum der physikalischen Chemie. Berlin 1921, p. 21, sowie in Stempell u. Koch, Elemente der Tierphysiologie 2. Aufl. Jena 1923 p. 680 ff. (einen Druckfehler bitte hier zu verbessern: p. 681 vorletzte Zeile muß es natürlich heißen: 1,0 ccm statt 0,1 ccm).

[2]) Sörensen. in: Bioch. Zeitschr. Bd. 21 1909 p. 131.

[3]) Zwar würde diese P_h-Kurve ja, streng genommen, nur für Versuch B gelten, da in den Versuchen A 1 und A 2, deren Durchschnittszahlen der Frequenz-

Digitized by Google

fusorien gemachten Feststellungen[1]), daß sich irgendeine direkte gesetzmäßige Beeinflussung der Vakuolenfrequenz durch die Reaktion des Mediums aus den vorliegenden Versuchen nicht ableiten läßt. Zwar könnte man ja zunächst (s. Tabelle) meinen, daß stark alkalische Reaktion (wie z. B. bei Na_2CO_3, $NaHCO_3$ und Na_3PO_4) das Vakuolenspiel beschleunige und umgekehrt saure Reaktion (wie bei $AlCl_3$) hemmend wirke[2]); aber so viele andere Beobachtungen (vgl. NaBr, $NaNO_3$, Traubenzucker) und besonders die Tatsache, daß auch bei gleicher H-Ionenkonzentration starke Schwankungen der Vakuolenfrequenz hervortreten können, sprechen dagegen. Sehr schön zeigt sich die direkte Unabhängigkeit der Vakuolenfrequenz von der H-Ionenkonzentration auch beim Vergleich der Wirkungsweisen der Natriumkarbonate und Phosphate in Versuch B: bei den beiden Karbonaten wirkt höhere H-Ionenkonzentration gerade umgekehrt wie bei den Phosphaten! So viel zur tatsächlichen Feststellung des Fehlens direkter Beziehungen zwischen beiden Faktoren. Denn trotzdem ist die ganze Unabhängigkeit der Vakuolentätigkeit von der H-Ionenkonzentration doch nur eine scheinbare und kann nur bei oberflächlicher Betrachtung überraschen. Und zwar aus dem einfachen Grunde, weil die nach bisherigen Erfahrungen unerwartete Antwort hier lediglich auf einer falschen Fragestellung beruht. Wenn wir wissen, daß die Lyotropie von der H-Ionenkonzentration stark modifiziert wird, und wenn wir wissen, daß die Lyotropie ihrerseits wieder die ursprünglich auf Osmose beruhende Vakuolentätigkeit modifiziert, so würden wir zweimal Modifikation mit ausschließlicher Bedingtheit verwechseln, wenn wir die Vakuolenfrequenz als direkt bedingt durch die H-Ionenkonzentration ansähen! Die Frage nach einem direkten Einfluß der H-Ionenkonzentration

kurve zugrunde gelegt sind, ja die Salzlösung nicht mit destilliertem Wasser, sondern mit Kulturflüssigkeit verdünnt war, und somit die H-Ionenkonzentration gegen die Werte der Ph-Kurve wohl etwas erniedrigt war; da aber stets die gleiche Menge des gleichen Kulturwassers genommen wurde, so dürfte das als Fehlerquelle nicht ins Gewicht fallen, zumal es sich ja nur um den allgemeinen Vergleich der beiden Kurven handelt. Für die Frequenzkurve war jedenfalls der B-Versuch weniger geeignet.

[1]) So soll auch bei *Paramaecium* nach Dale (Journ. of physiology Bd. 46, 1913 p. 130) die Bewegung von der Wasserstoffionenkonzentration abbhängig sein, und nach Loeb (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 7, 1898 p. 631 u. Bioch. Zeitschr. Bd. 2, 1916 p. 81) soll stärkere OH-Ionenkonzentration die Lebensdauer der Infusorien erhöhen.

[2]) Es würde das übrigens in striktem Gegensatz zu der Regel stehen, daß zunehmende H-Ionenkonzentration den Quellungsgrad der Plasmakolloide begünstigt und umgekehrt!

Digitized by Google

auf die Vakuolenfrequenz ist daher falsch. Wir können einen solchen Einfluß überhaupt nicht erwarten, denn dieser Faktor steckt gewissermaßen schon in dem Faktor Lytotropie. Mit anderen Worten: Ohne das Zwischenglied der Lyotropie sind Feststellungen über die Wirkung der H-Ionenkonzentration hier — wie vermutlich auch an anderen Objekten — aussichtslos; — eine Feststellung, die mir auch eine allgemeinere prinzipielle Bedeutung zu haben scheint.

Immerhin könnte man vielleicht einwenden, daß sehr hohe und sehr niedrige Wasserstoff-Ionenkonzentrationen doch außerdem auch eine mehr direkte Wirkung auf den ganzen Organismus haben müßten. Zweifellos ist das der Fall; aber die Grenzen scheinen wenigstens bei *Paramaecium* recht weit gesteckt. Denn wie z. B. die Versuche mit NaBr, $NaNO_3$ und Traubenzucker [1]) zeigen, wird jedenfalls relativ hohe H-Ionenkonzentration (P_h = ca. 5) von den Tieren genau so gut vertragen, wie sehr geringe in den stark alkalischen (P_h = ca 10) Lösungen von Na_2CO_3 und $NHCO_3$. Man kann daher auch nicht sagen, daß es die zu saure oder zu alkalische Reaktion bei $AlCl_3$ einerseits und Na_3PO_4 andererseits ist, die tödlich wirkt. Gewiß ist auffallend, daß die Paramaecien beim Einbringen in reine Na_3PO_4-Lösung (Versuch B) genau so an einem Ende nach wenigen Minuten platzen wie in 0,1 proz. Natronlauge [2]); da sie es aber in der mit Na_3PO_4 gleichalkalischen Na_2CO_3-Lösung nicht tun, so ist das Platzen nicht gut allein auf die H-Ionenkonzentration zu beziehen. Vielmehr liegen hier vermutlich zurzeit noch schwer analysierbare — aber im Hinblick auf die verschiedene Wirkung der drei Phosphate mit anderen Methoden doch wohl analysierbare — „Giftwirkungen“ vor.

In diesem Zusammenhang sei auch auf die auffallende Tatsache hingewiesen, daß die Magnesiumsalze ($MgSO_4$ und MgCl) auf *Paramaecium* keineswegs die sonst bei lebenden Organismen durch sie hervorgerufene narkotische Wirkung zeigen. (Bei $MgSO_4$ haben wir in B sogar eine Beschleunigung der Frequenz.)

Zur Frage der Giftwirkung ist von Interesse, an der Hand der Versuche zu ermitteln, wie sich die Vakuolenfrequenz während der Beobachtungszeit ändert. Häufig ist hier ein Anstieg zu beobachten und zwar ist er am größten in Versuch A bei KCl, CsCl und NSCN;

[1]) In der benutzten Traubenzuckerlösung war wohl zum Teil Schimmelbildung mit eine Ursache der sauren Reaktion; es ist das ja aber für die vorliegenden Betrachtungen ohne Belang.

[2]) Vgl. Stempell u. Koch, Elemente der Tierphysiologie 2. Aufl. 1923 p. 38.

Digitized by Google

beträgt aber selbst bei relativ „harmlosen“ Salzen wie NaCl, LiCl, NaBr, $NaHCO_3$, NH_2PO_4, KNO_3 und Rohrzucker in zwei Tagen etwa das Doppelte, bei anderen, wie RbCl, Na_3PO_4, Na_2SO_4, Dinatriumtartrat und KJ etwa das Dreifache. In einigen Salzlösungen wie denen von $MgCl_2$, $SrCl_2$, $CaCl_2$, NH_4Cl, NaJ, Na_2CO_3, Traubenzucker und in Kulturflüssigkeit bleibt die Frequenz sich fast gleich, oder es ist nur ein sehr geringer Anstieg zu beobachten. In einigen wenigen Fällen endlich ($NaCH_3CO_2$, KCH_3CO_2 und vielleicht $NaHPO_4$) geht dagegen andererseits die Vakuolenfrequenz bei mehrtägigem Aufenthalt in der Salzlösung zurück! Die Ergebnisse aus Versuch B sind in mancher Hinsicht abweichend und wegen des Absterbens vieler Individuen schwer zu beurteilen; doch findet sich jedenfalls die auffallende Tatsache des Zurückgehens der Frequenz hier häufiger ($SrCl_2$, $NaHCO_3$, $NaNO_3$, Tartrat, Rohrzucker, NaSCN).

Was zunächst den mäßigen Anstieg etwa bis zum Doppelten des ursprünglichen Betrages anbelangt, wie er sich auch in Kulturwasser und in destilliertem Wasser findet, so dürfte er auf der Anhäufung von Stoffwechselendprodukten in der Lösung, vielleicht bei den Salzlösungen auch teilweise darauf beruhen, daß im Laufe mehrerer Tage sich die Lösung eben doch etwas durch Verdunstung konzentrierte [1]). Ein noch stärkerer Anstieg kann bei der Gleichheit der Versuchsbedingungen aber wohl nur durch spezifische Giftwirkung bestimmter Ionen erklärt werden, und zwar kommen nach dem Gesagten hier vielleicht in erster Linie K, Cs, SO_4 und diejenigen Ionen in Frage, welche die Tiere sofort abtöten oder schwer schädigen wie Al, Ba und Fl. Wie weit diese Giftwirkung einfach Entquellung (Aussalzung) ist und wie weit sie irreversibel ist, kann man bei allen Ionen zurzeit noch nicht sagen; denn, wie aus obigem hervorgeht, sind lyotrope und cytotrope Reihen doch nicht ganz identisch. Immerhin spielt die Lyotropie bei der „Vergiftung“ zweifellos eine Rolle und man wird um so leichter dazu kommen, die Lyotropie als Erklärungsprinzip mit heranzuziehen, als die durch manche Ionen gesetzte auffallende Verminderung der Frequenz sich wohl so am ungezwungensten deuten läßt. Dafür spricht, daß in Versuch B, wo die antagonistischen Wirkungen anderer Ionen viel mehr ausgeschaltet sind als in A, diese Erniedrigung häufiger hervortritt. Bei Sr stimmt dieses Ergebnis sehr gut mit dem aus A gewonnenen Ergebnis, daß Sr unter den Erdalkalien die größte Lyo-

---

[1]) Beim destillierten Wasser könnte auch Ausfällung der Globuline der Membran beteiligt sein.


Digitized by Google

tropie besitzt; für die anderen Salze ist zu berücksichtigen, daß sie sämtlich Na-Salze sind und daß das stark lyotrope Na die nur mittelstarke Lyotropie der damit kombinierten Anionen HCO_3, NO_3 und Tartrat erheblich verstärkt. Was die frequenzmindernde Wirkung von NaSCN anbelangt, so wird man, falls das relativ geringe vorliegende Material überhaupt verwertbar ist, darauf hinzuweisen haben, daß einmal die Stellung von SCN in der lyotropen Reihe überhaupt umstritten ist, und daß vielleicht der Antagonismus von Na hier stark genug ist, um die negative Lyotropie in eine positive zu verkehren. Ganz sicher dürfte das bei der nach obigem mittelstarken Lyotropie der Essigsäure zutreffen. Die frequenzherabsetzende Wirkung des Natriumazetats tritt in Versuch A und B sehr klar hervor, während sie bei dem Kaliumazetat nicht so deutlich ist. Hier dürfte an der ausschlaggebenden Wirkung des Natriums nicht zu zweifeln sein.

Wir sind mit diesen Erörterungen bereits auf das Problem des Antagonismus der Ionen gekommen. Um hier ein klares Bild zu erhalten, bedürfte es aber weiterer Versuche, die außerhalb des Plans dieser Arbeit liegen [1]). Doch zeigen die Ergebnisse aus B schon sehr deutlich, daß die einzelnen Salze für sich fast alle (mit Ausnahme von LiCl, $MgCl_2$, NH_2PO_4) sofort unbedingt giftig wirken, indem sie zahlreiche Tiere absterben lassen, die dann dadurch, daß sie die fehlenden Ionen an die Flüssigkeit abgeben, den Überlebenden wieder — teilweise wenigstens — normale Existenzbedingungen schaffen (besonders bei $CaCl_2$, NaBr, $NaCH_3CO_2$, wo die übrigen Tiere noch 4 Tage und länger lebten).

Zum Schluß seien noch einige mehr gelegentliche Beobachtungen hier mitgeteilt, die mit dem Thema der Arbeit nur in losem Zusammenhang stehen. So wurde abnorme Kleinheit der Vakuolen beobachtet im Harnstoff (A), $MgSO_4$ (A), Rohrzucker (A, B) $BaCl_2$ (B) $CaCl_2$ (B), NaJ (B), Rohrzucker (B) und $NaNO_3$ (A). Abnorme Größe der Vakuolen zeigte sich in Harnstoff (A), $NaHPO_4$ (A), $BaCl_2$ (A), NH_4SO_4 (A) und RbCl (A). Zuweilen traten neben den normalen Vakuolen merkwürdigerweise noch kleine akzessorische, selbständig pulsierende Vakuolen auf, so in Trinatriumcitrat (A), NaJ (A), NaBr (A) und Rohrzucker (B). Auffallend langsame Entleerung wurde beobachtet in NaFl (B) Na_2HPO_4 (B), Dinatriumtartrat (B) und NaJ (B).

[1]) Dazu käme als weiterer Gesichtspunkt die besonders vom vererbungsphysiologischen Standpunkte wichtige Frage der Giftfestigkeit (vgl. darüber Jollos, Experimentelle Protistenstudien. in: Arch. f. Protistenk. Bd. 43, S. 1 ff., 1921).

Digitized by Google

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Die Frequenzzahl der pulsierenden Vakuole von *Paramaecium caudatum* wird durch Alkali-Kationen vergrößert nach der Reihe

$$Cs > Rb > K > Na > Li,$$

welche der bei Eiweißfällung in alkalischer Lösung gültigen lyotropen Reihe und vielen cytotropen Reihen bei neutraler, schwach saurer oder schwach alkalischer Reaktion entspricht. NH_4 in die obige Reihe eingesetzt, würde hinter Li zu stehen kommen. Die Wirkung der Erdalkalien und des Aluminiums zeigt die Reihe:

$$Al > Ba > Mg > Ca \geq Sr.$$

Bei Vergleich der Wirkungsweise der Alkalien und Erdalkalien ergibt sich:

$$Al > Ba > Cs > Rb > K > Mg > Na > Li > Ca > Sr,$$

die aber theoretisch kaum verwertbar ist.

Für den Wirkungsgrad der Anionen gilt die Reihe:

$$Fl > SO_4 > SCN > HPO_4 > J > NO_3 > Br > Cl > CH_3CO_2 \geq HCO_3$$
$$> Tartrat > Citrat > H_2PO_4 > CO_3 > PO_4,$$

die mit den für saure Lösungen angegebenen Reihen in der Hauptsache übereinstimmt; abgesehen von der abweichenden Stellung von SO_4. *Für die Frequenz der pulsierenden Vakuole ergibt sich somit der Satz, daß sie umgekehrt proportional dem osmotischen Druck in der Zelle und direkt proportional der Fällungswirkung der Salze des Mediums an der Zellmembran ist.* Ist f die Frequenzzahl der pulsierenden Vakuole, e die Fällungswirkung der Salze, o der osmotische Druck in der Zelle und k eine von der Natur des Organismus und der Eiweißkörper abhängige Konstante, so ist

$$f = \frac{k\,e}{o}.$$

Digitized by Google

2. Die Wasserstoffionenkonzentration des Mediums hat auf die Frequenz der Vakuole keinen direkten Einfluß, ihre Wirkung äußert sich indirekt in den Modifikationen der Lytropie. Das Gleiche gilt vermutlich von allen biologischen Vorgängen.

3. Die besonders durch K, Cs, Rb, SO_4, Al, Ba und Fl gesetzte, sich u. a. in stetig zunehmender Verlangsamung der Vakuolentätigkeit äußernde Giftwirkung ist wenigstens zum Teil geringer Lyotropie gleichzusetzen, Beschleunigung der Vakuolenfrequenz großer Lyotropie. Mg-Salze wirken auf *Paramaecium* nicht narkotisierend.

(Abgeschlossen im Juli 1923.)

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Kleinere Mitteilungen.

(Aus der Tropenabteilung des Instituts für parasitäre und infektiöse Krankheiten der Tierärztlichen Hochschule Utrecht. Direktor: Prof. Dr. L. DE BLIECK.)

Über *Entamoeba debliecki* mihi, eine Darmamöbe des Schweines.

Von

Otto Nieschulz.

(Hierzu 3 Textfiguren.)

Entamoeba suis HARTMANN war von SMITH (1910) zuerst im Darm einiger an Schweinepest erkrankten Schweine gefunden und von HARTMANN (1913) auf Grund seiner Präparate als *Entamoeba suis* in die Gattung *Entamoeba* gestellt worden. NÖLLER (1921) gab in seinem Lehrbuch die erste genauere Beschreibung des Parasiten. Mit diesen Angaben stimmten die Untersuchungen von DOUWES (1921) und CAUCHEMEZ (1922) besonders über die Größe der Amöbe nicht überein, so daß mit der Möglichkeit des Vorkommens von 2 Entamöbenarten beim Schwein gerechnet werden mußte. Bei der Untersuchung der Fäces einiger jungen Ferkel und halbwüchsigen Schweinen des Utrechter Instituts fand ich dies bestätigt und beschrieb in einer kurzen Mitteilung (NIESCHULZ 1923) die zweite Amöbenform als *Entamoeba debliecki.* Diese Beschreibung möchte ich hier um einige morphologische Einzelheiten ergänzen.[1])

[1]) PROWAZEK (1912) beschrieb noch als *Entamoeba polecki* eine Amöbe, die er auf den Mariannen bei einem Kinde und Schweinen gefunden hatte. Abbildungen und Text lassen vermuten, daß hierbei Stadien einer Entamöbe mit „Limax“-



Material und Technik. Zur Untersuchung dienten frische Schweinefäces, die ich meist direkt dem Rektum entnahm. Die Lebendbeobachtungen wurden auf dem heizbaren Objekttisch bei Körpertemperatur vorgenommen, während die Dauerpräparate mit Sublimat-Alkohol nach Schaudinn (mit 2 Proz. Eisessig) fixiert und mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt wurden, und zwar in der Form der Nöller'schen Zeitfärbung mit einer Differenzierungsdauer von $2^1/_2$—4 Minuten.

Lebendbeobachtung. Auf dem heizbaren Objekttisch zeigt die Amöbe eine lebhafte Beweglichkeit, fast keinen Augenblick bleibt ihre Form unverändert. Die Pseudopodien sind meist nur kurz, sie bilden sich häufig an verschiedenen Stellen der Amöbe kurz hintereinander oder selbst gleichzeitig. Sie brechen ziemlich plötzlich aus dem Körper hervor, doch nicht gerade bruchsackförmig, und gleich nach ihrem Entstehen sieht man dann die körnige Inhaltsmasse, dabei gelegentlich auch den Kern in sie hineinströmen. Neben dieser Bewegung beobachtet man manchmal auch nur eine mehr langsame Formveränderung. Ecto- und Entoplasma waren weder in der Ruhe noch in der Bewegung scharf zu unterscheiden, vielleicht wird dies nur durch die geringen Dimensionen der Amöbe (etwa 6 μ) erschwert.

Größe. Zur Bestimmung der Größe wurden 100 abgerundete Formen (mit einem Unterschied zwischen Länge und Breite von höchstens $^1/_2$ μ) gemessen, wie sie bei Verwendung des großen Kreuztisches in das Gesichtsfeld des Mikroskops gelangten. Benutzt wurde hierzu Zeiss-Immersion 2 mm und Komp. Okular 6 mit Okularmikrometer. Bis auf $^1/_2$ μ wurde geschätzt.

Aus diesen Messungen erhielt ich die folgenden Größen:

Durchmesser:	Minimum 5 μ,	Maximum 9 μ,	Durchschnitt $6^1/_2$ μ
Kern:	„ $1^1/_2$ μ,	„ $2^1/_2$ μ,	„ 2 μ.

Nach Nöller (1922) schwankt bei *Entamoeba suis* die Größe zwischen 12 und 20—25 μ, der Kern zwischen 4 und 7 μ. Eine kleine Anzahl von mir unternommener Messungen stimmten hiermit überein. Der Größenunterschied zwischen den beiden Arten ist somit auffallend.[1])

Amöben oder noch anderen Formen kombiniert sind. Weder die Entamöbe (möglicherweise *Entamoeba hartmanni* Prowazek) noch die anderen Formen können aber zur Zeit auch nur mit einigermaßen Sicherheit identifiziert werden.

[1]) Anm. bei der Drucksicht. Inzwischen habe ich noch bei zwei Ferkeln anscheinend eine Reininfektion mit *Entamoeba debliecki* gefunden. Beide Ferkel waren ziemlich stark infiziert. Über 100 in den Präparaten von beiden Fällen aufgesuchte Amöben besaßen die Charakteristika von *Entamoeba debliecki* (Größe und


Digitized by Google

Kern. In der lebenden Amöbe ist der Kern, vor allem der Außenchromatinring, häufig gut zu erkennen. (Fig. A 2). Fast alle Formen sind einkernig, Exemplare mit 2 Kernen findet man nur sehr selten (Fig. B 15). Im EH.-Präparat (Fig. B) fällt vor allem die starke Ausbildung des Binnenkörpers (= Caryosombinnenkörper oder Caryosom) und der Außenchromatinbrocken auf. Der Binnenkörper ist meist rund und kompakt, manchmal scheint er auch aus mehreren Körnern

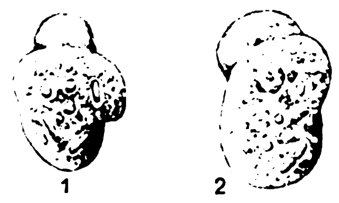


Fig. A. *Entamoeba deblieck*i. Lebend. Vergr. etwa 2500 ×.

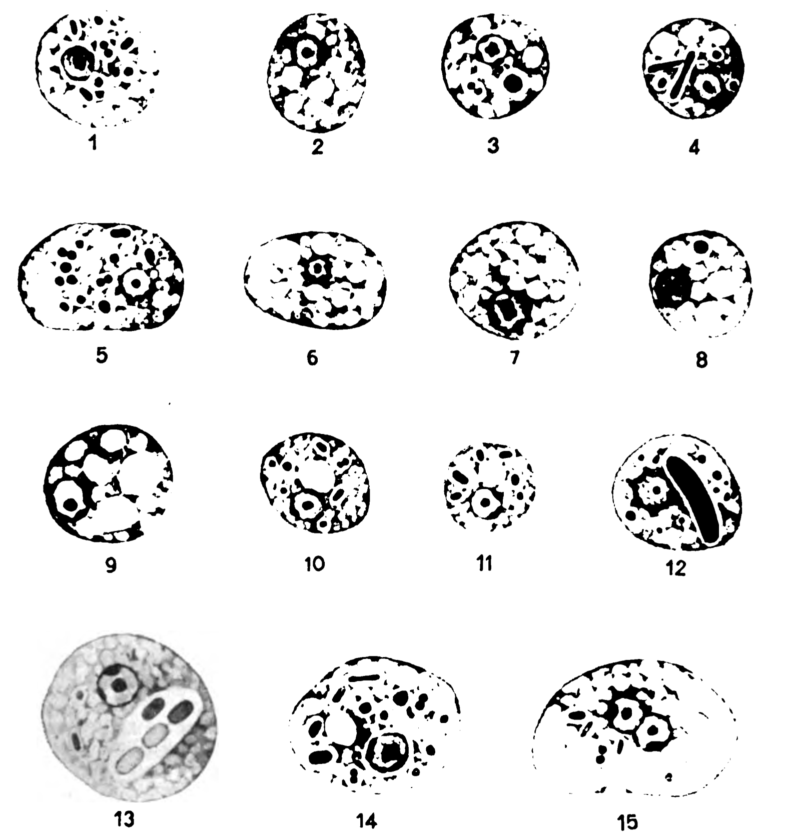


Fig. B. *Entamoeba deblieck*i. Freie Formen. E. H.-Färbung. Vergr. 2500 ×. O. N. gez.

Kernbau). Würde man *Entamoeba deblieck*i als kleinere Formen von *Entamoeba suis* betrachten, so würde das ausschließliche Vorkommen oder doch wenigstens sehr starke Überwiegen (die Möglichkeit, daß doch noch eine schwache *suis*-Infektion

Digitized by Google

zusammengesetzt zu sein. Er ist verhältnismäßig groß, relativ und häufig auch absolut größer als der von *Entamoeba suis*. Das Außenchromatin ist der Kernmembran in ziemlich groben Brocken aufgelagert und zwar unregelmäßig in gewissen Abständen, häufig auf einer Seite konzentriert. Nicht selten findet man nur einen oder einige wenige Brocken. Bei *Entamoeba suis* dagegen ist das Außenchromatin, in der Regel wenigstens, als ein recht gleichmäßiger Körnerring ausgebildet. Einen caryosomartigen Lininkomplex, wie bei *Entamoeba suis* vorhanden, habe ich bei *Entamoeba debliecki* nie beobachtet. Freie Chromatinkörner kommen bei dieser Art im Kernraum nicht vor (bei beiden Arten übrigens nicht). Die Kernstruktur der beiden Formen ist also ebenfalls beträchtlich verschieden, so daß über die Berechtigung der Aufstellung zweier Arten wohl keine Zweifel bestehen werden. Zugegeben muß allerdings werden, daß man gelegentlich Exemplare antreffen kann, über deren Zugehörigkeit man nicht ganz sicher ist, doch sind dies Ausnahmen.

Protoplasma und Nahrung. Das Protoplasma ist feinwabig gebaut, die Wabenstruktur kommt meist sehr deutlich zum Ausdruck. Als Inhaltskörper finden sich vor allem viele als Nahrung aufgenommene Bakterien. Die Amöbe scheint nicht sehr wählerisch zu sein. Coccen, Diplococcen, Lang- und Kurzstäbchen sieht man nicht gerade selten alle in einem Parasiten. Einmal beobachtete ich ein Exemplar, das eine Kette von dicken Kurzstäbchen gefressen hatte, die fast doppelt so lang war, als die Amöbe im abgerundeten Zustand gemessen hätte.

Cysten. Obwohl in den untersuchten Fäces die freien Amöben recht reichlich vorhanden waren, konnte ich merkwürdigerweise nur selten Formen finden, die für Cysten anzusehen waren. Einige hiervon sind in Fig. C wiedergegeben. Als Kennzeichen von Cysten habe ich hierbei das Vorhandensein von den sog. Chromidialkörpern betrachtet. Möglich ist natürlich, daß auch Cysten ohne diese Charakteristika vorkommen, sie würden sich dann von den meisten

---

vorlag, muß natürlich zugegeben werden) der kleinen Formen schwerlich zu erklären sein.

Auch bei der Ziege habe ich inzwischen (Nieschulz 1923[b]) eine kleine Entamöbe gefunden, die morphologisch mit *Entamoeba debliecki* übereinstimmt und sich von *Entamoeba ovis* Schwellengrebel 1914 ebenso unterscheidet, wie *Entamoeba debliecki* von *Entamoeba suis*. Auch beim Rind kommen nach meinen bisher noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen mindestens 2 Entamöben und daneben noch eine Amöbe mit *Limax*-Kern vor.


Digitized by Google

freien Formen nur durch das Fehlen von Nahrungsteilchen unterscheiden. Die Cystenmembran läßt sich in Kanadabalsam wegen ihres ähnlichen Brechungsindexes zumal bei so kleinen Formen nur sehr schwer erkennen. Mehrkernige Cysten scheinen nicht vorzukommen, sie hätten mir sonst wohl kaum entgehen können.

Vorkommen im Darm. Nach Cauchemez (1922) ist seine Amöbe auf den hinteren Teil des Colon und auf das Rektum beschränkt. Ich fand *Entamoeba deblieckí* auch in einem Blinddarm, von 2 darauf untersuchten, die mir freundlichst vom hiesigen Schlachthof zur Verfügung gestellt waren.

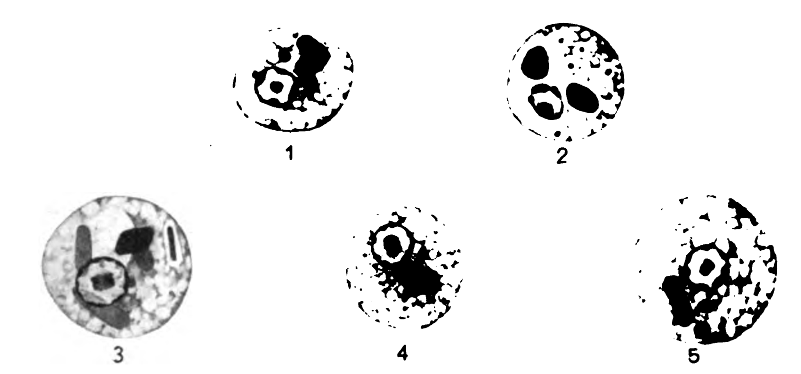


Fig. C. *Entamoeba deblieckí.* Cysten. E. H.-Färbung. Vergr. 2500 ×. O. N. gez.

Diagnose. *Entamoeba deblieckí* Nieschulz 1923. Kleine Entamöbe, im Durchschnitt etwa 6 μ groß. Kern etwa 2 μ. Außenchromatinbelag der Kernmembran gut entwickelt, aus einzelnen gröberen Brocken bestehend. Binnenkörper des Kerns ziemlich groß. Keine freien Chromatinkörner im Kernraum. Zysten wahrscheinlich einkernig, mit Chromidialkörpern. Im Hausschwein, Blinddarm bis Enddarm.

Utrecht, im August 1923.

Literaturverzeichnis.

Cauchemez, L. (1922): Présences d'amibes non iodophiles chez des porcs français. Bull. Soc. Path. exot. T. 15 p. 391—393.

Douwes, J. B. (1921): Bijdrage tot de kennis van enkele darmprotozoen der huisdieren in het bijzonder bij schaap en varken. Vet.-med. Inaug. Diss. Utrecht.

Digitized by Google

Hartmann, M. (1913): Morphologie und Systematik der Amöben. In: Kolle-Wassermann, Handbuch der pathogenen Mikroorganismen. 2. Aufl. Bd. 7 p. 607—640.

Nieschulz, O. (1923): Over de darmamoeben van het varken. Tijdschr. v. Diergeneesk. Bd. 50. p. 736—740.

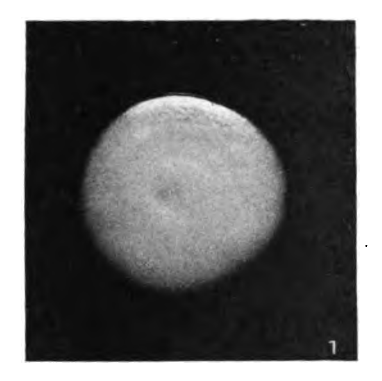
—, (1923 b): Giardia caprae n. sp. en Entamoeba sp., nieuwe darmparasieten van de geit. Ibid. Bd. 50 p. 780—783.

Nöller, W. 1922): Die wichtigsten parasitischen Protozoen des Menschen und der Tiere. In: V. Ostertag, Wollfhügel und Nöller: Die tierischen Parasiten der Haus- und Nutztiere. Berlin.

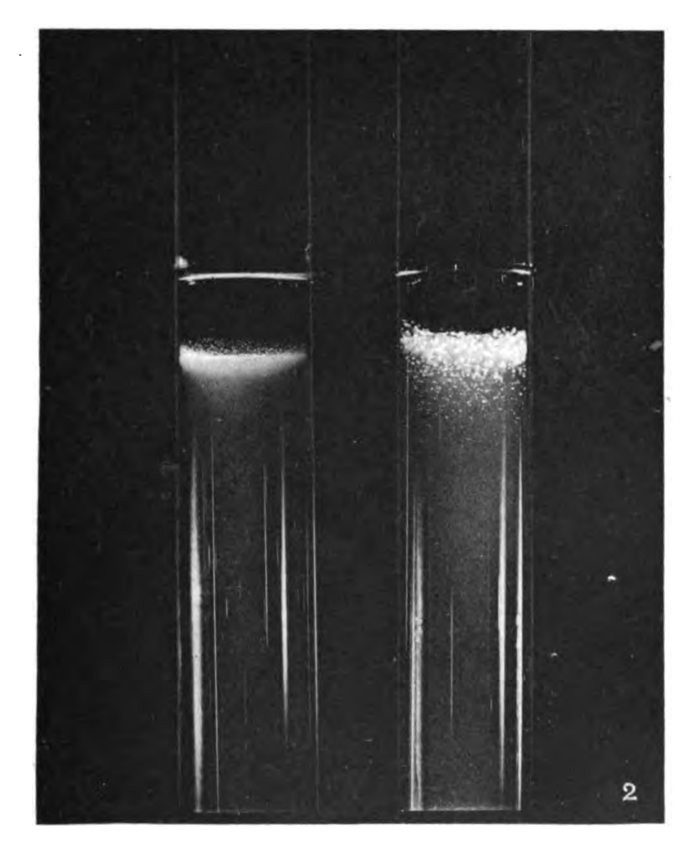
Prowazek, S. V. (1912): Entamoeba. Arch. f. Protistenk. Bd. 25 p. 273—274.

Smith, T. (1910): Intestinal amoebiasis in the domestic pic. Journ. med. Research. Boston, Vol. 23 p. 423—432.

Digitized by Google







Hautmann. **Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.**

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

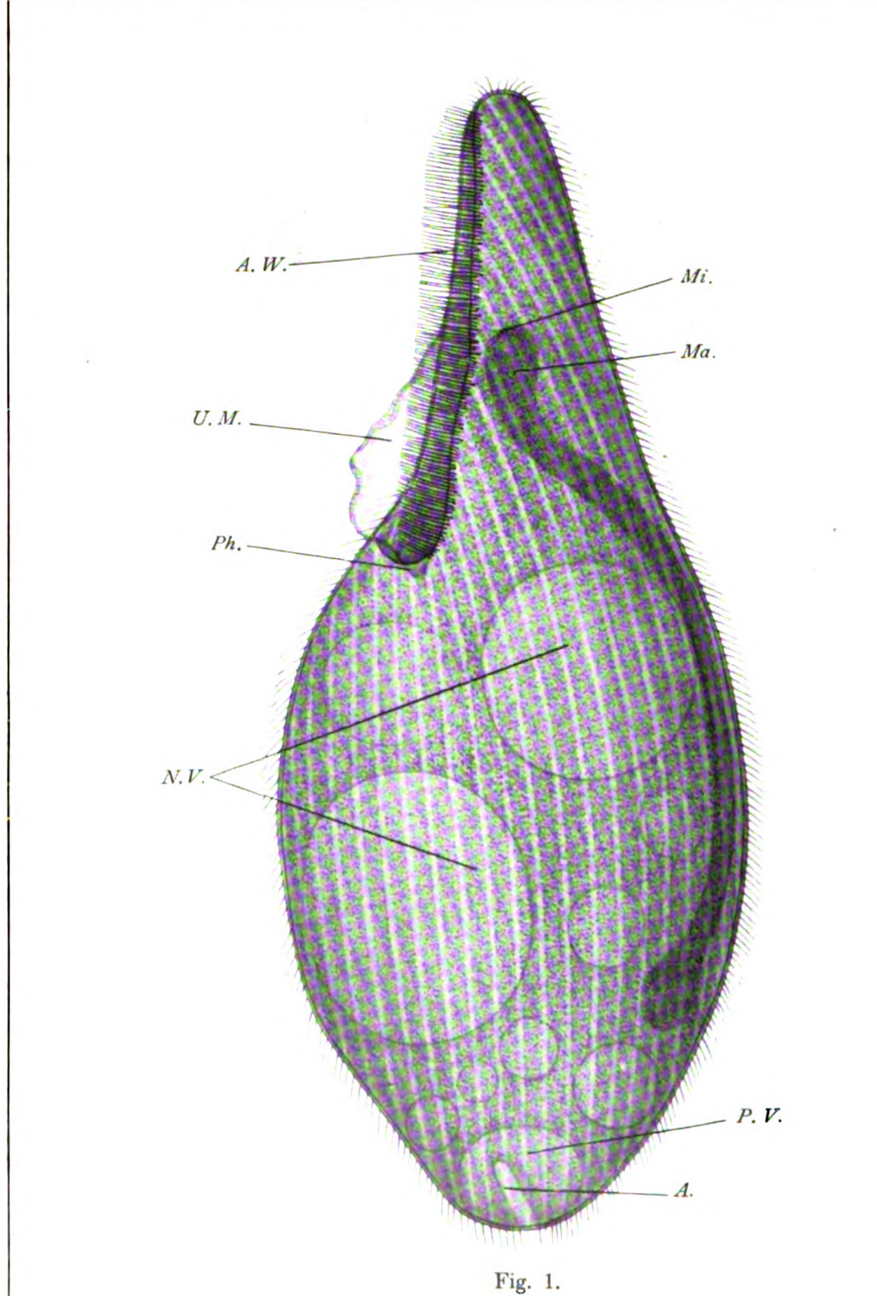


Fig. 1.

Digitized by Google

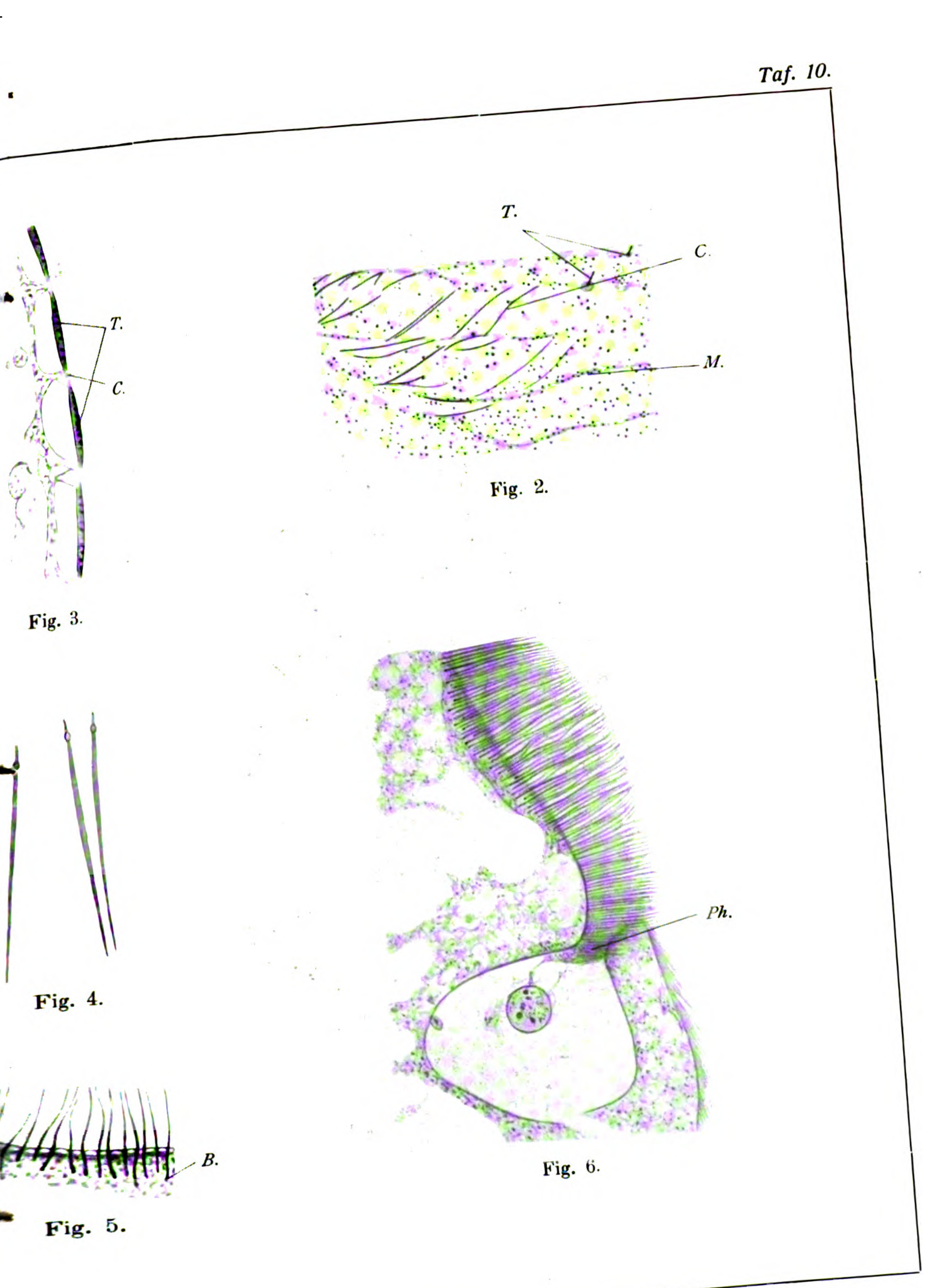


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fischer in Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

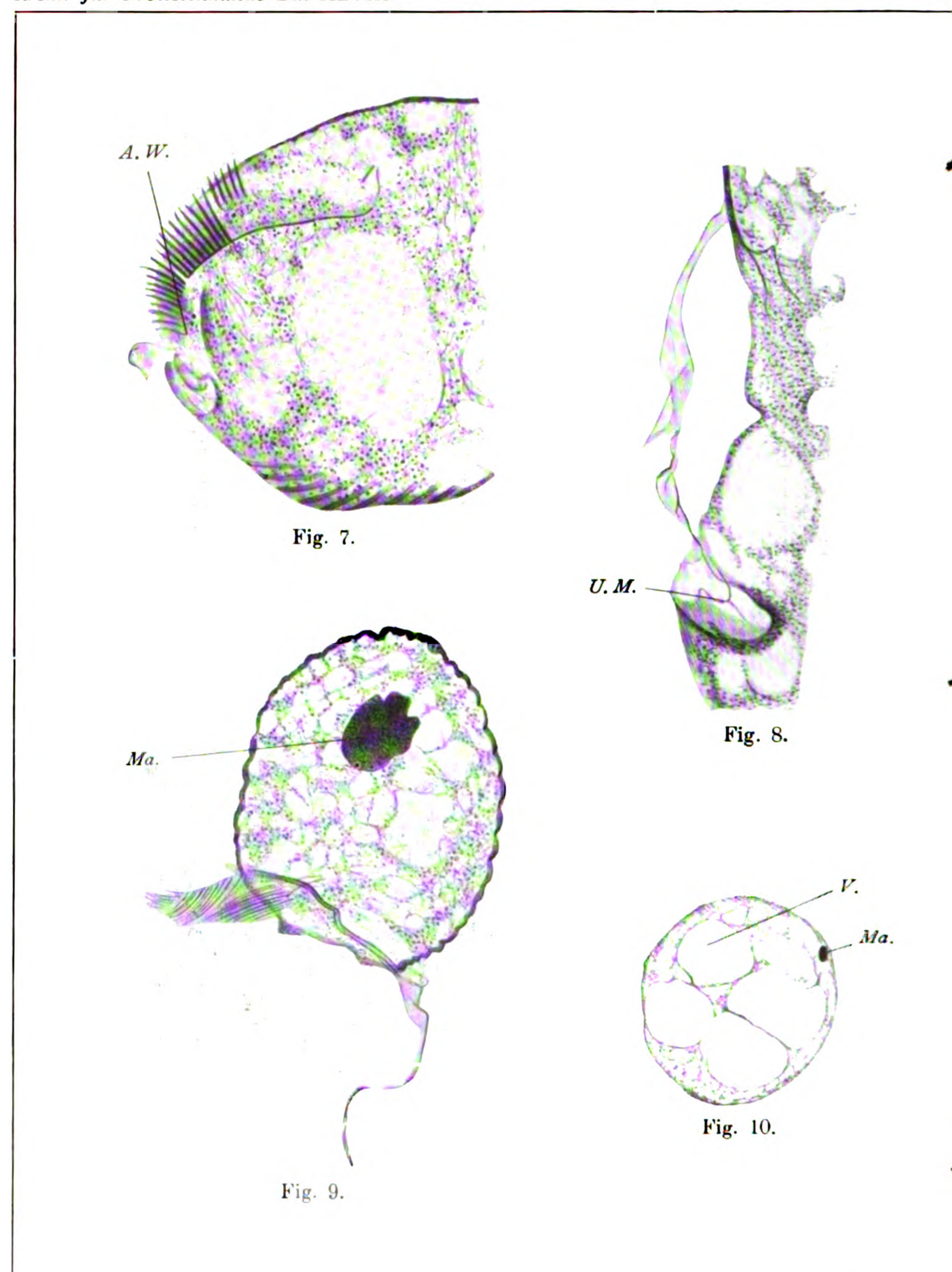


Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Digitized by Google

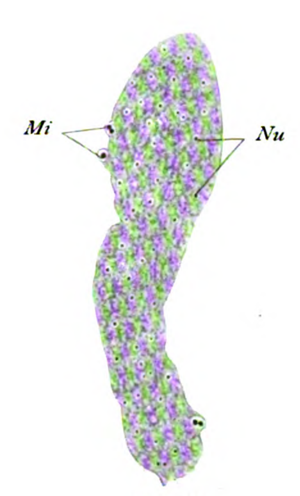


Fig. 12.

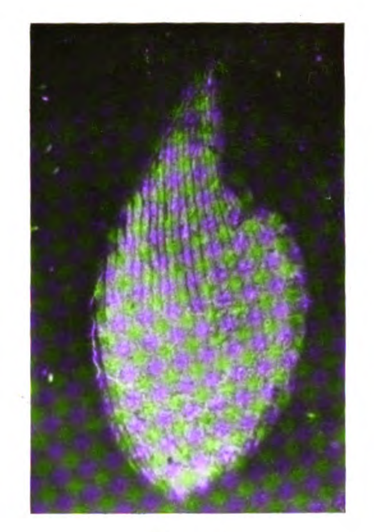


Fig. 13.

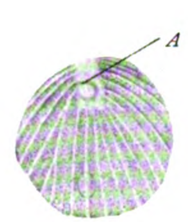


Fig. 11.

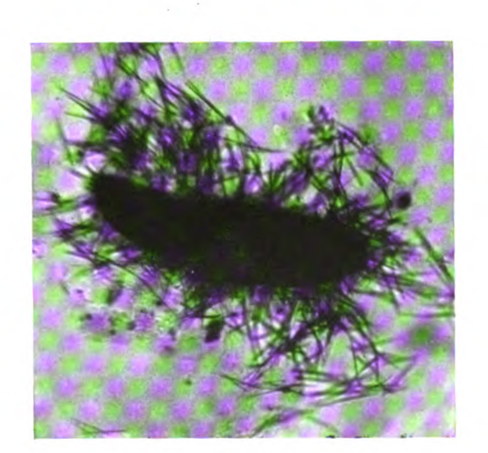


Fig. 14

Fischer in Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

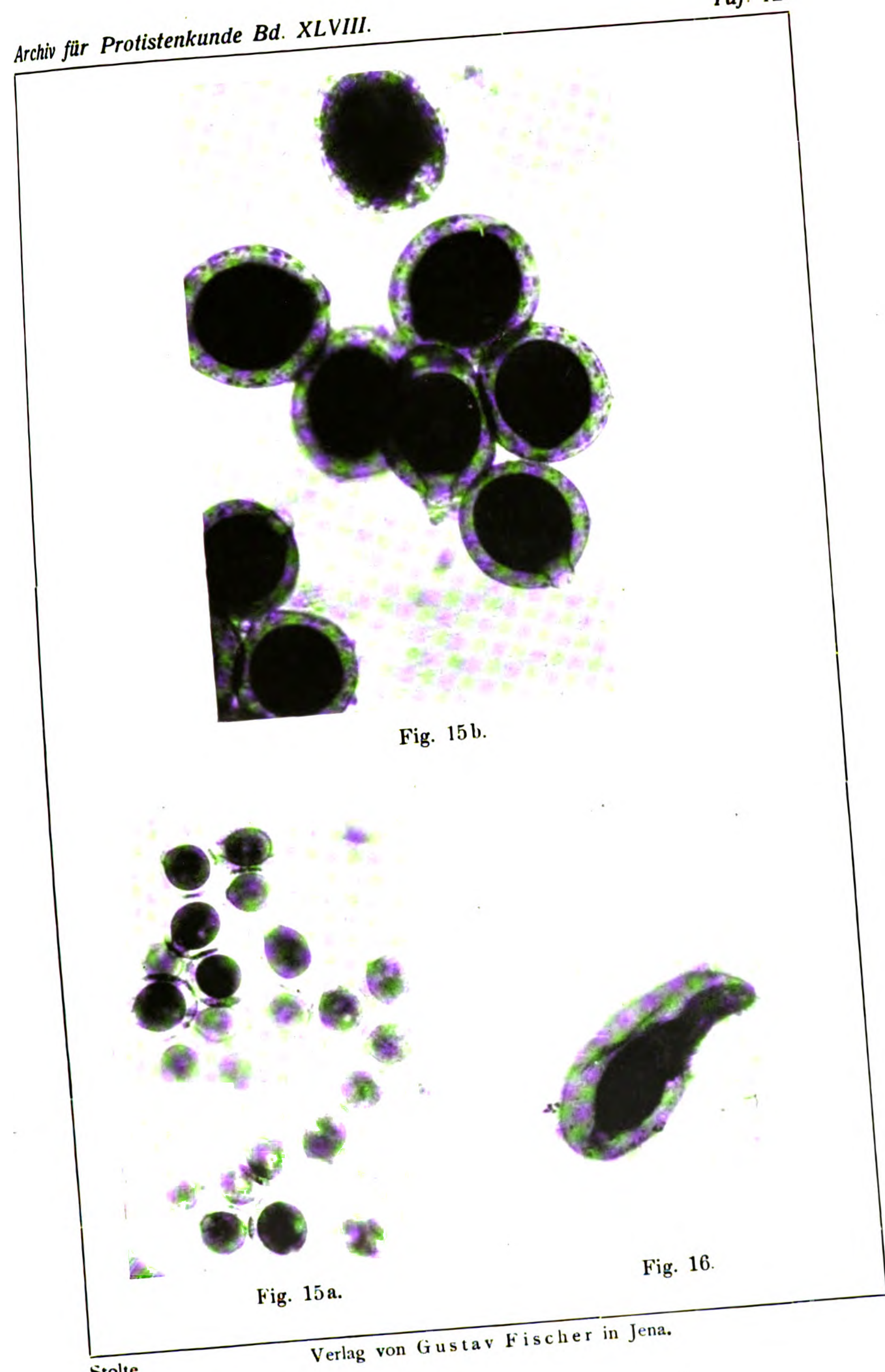


Fig. 15b.

Fig. 15a.

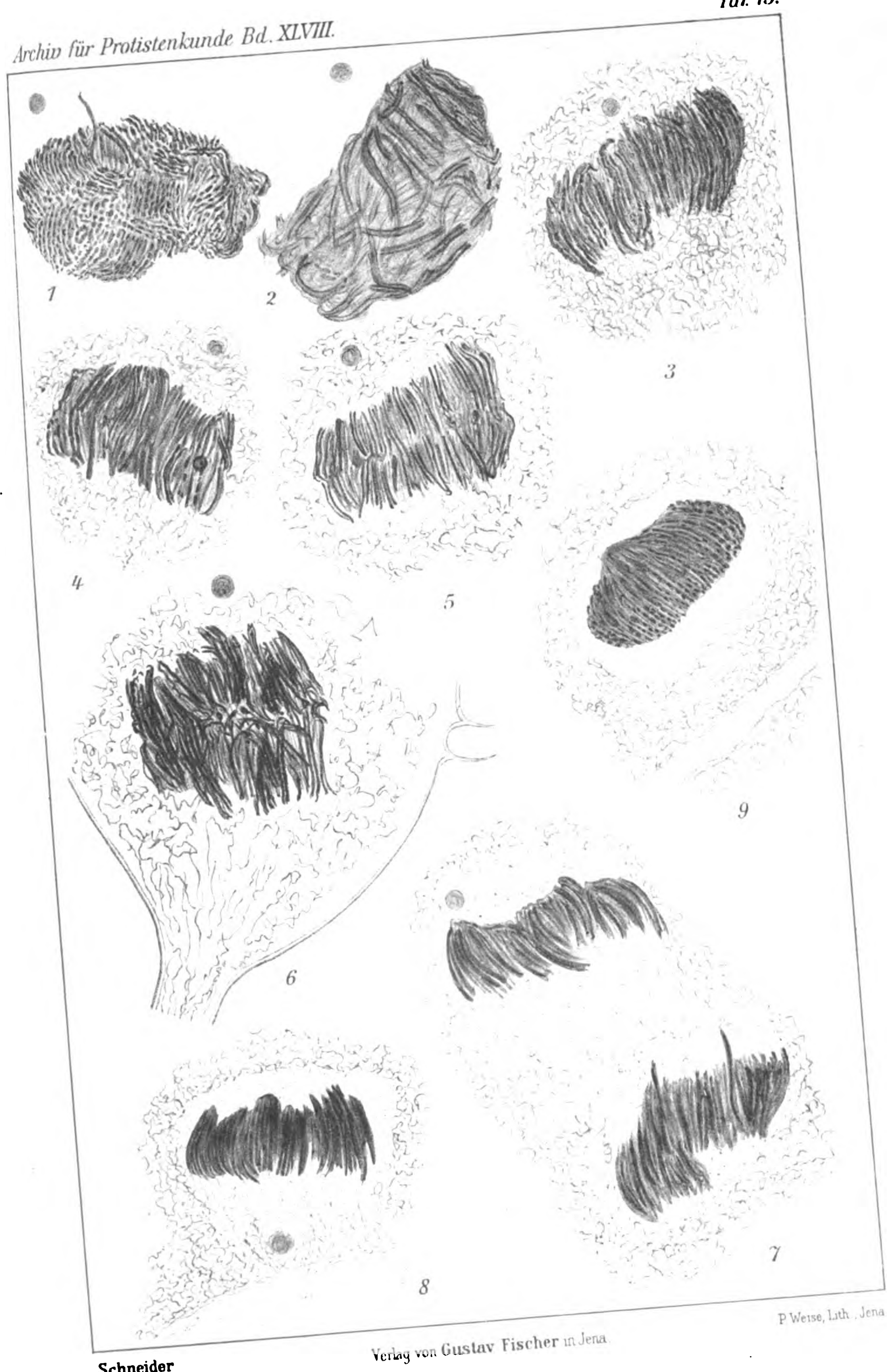
Fig. 16.

Stolte

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google



P. Weise, Lith., Jena
Schneider
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut in Berlin-Dahlem.
Abteilung M. Hartmann.)

Untersuchungen an *Actinophrys sol* Ehrenberg.

II. Beiträge zur Physiologie des Formwechsels.

Von

Karl Bělař.

(Hierzu 17 Textfiguren [1]) und Tafel 14 u. 15.)

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

„Wir haben bisher zu sehr unter dem Bann der ganz einseitigen Auffassung gestanden, als wäre das Normale auch das schlechthin Notwendige für die Pflanzen.“ (Klebs 1904 p. 290.)

Der Komplex von Problemen, zu deren Lösung die im folgenden mitgeteilten Versuche einen Beitrag liefern sollen, wird am besten

[1]) Die Textfiguren 11—17 sind ihrer Größe wegen vor den Tafeln eingeheftet.

Digitized by Google

durch das von Weismann geprägte Schlagwort „die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen“ charakterisiert. Im Zentrum aller Betrachtungen und Untersuchungen, die sich in diesem Kreise bewegen, steht die Befruchtung, genauer gesagt, die prinzipielle Bedeutung, die die Ausbildung sexuell differenzierter Zellen und ihre Folgeerscheinungen für den Ablauf alles Lebens hat; wobei die drei Hauptfragen: 1. Ob die Befruchtung eine Lebensnotwendigkeit ist, 2. was den Eintritt von Befruchtungsvorgängen verursacht, 3. welcher Art die Wirkungen der Befruchtung sind, meist gleichzeitig diskutiert werden.

Der Weg, den die Forschung zur Lösung dieser Probleme eingeschlagen hat, ist zu oft schon dargestellt worden, als daß hier mehr als eine kurze Skizze am Platze wäre. Als erster hat wohl Bütschli 1876 seine (auf Versuche über die Teilungsrate von *Paramaecium putrinum* gestützte) Ansicht in den Worten formuliert: „Die Bedeutung des Conjugationsactes ist eine Verjüngung der ihn begehenden Thiere.“ Ungefähr gleichzeitig hat Engelmann auf Grund morphologischer Studien über die Conjugation der Infusorien diesen Vorgang als „Reorganisation des Organismus“ angesprochen. 1882 faßte Bütschli seine Ansichten nahezu unverändert noch einmal zusammen. Im selben Jahre erschien die Schrift Weismann's „Über die Dauer des Lebens“, deren wesentlicher Inhalt als wohlbekannt vorausgesetzt werden darf. Als nächster brachte Maupas 1888 Tatsachenmaterial zum Befruchtungsproblem bei. Es waren wieder Versuche an Infusorien: Er stellte ein Absinken der Teilungsrate im Laufe von zahlreichen asexuellen Generationen fest, welches zum Tod führte, wenn nicht eine neuerliche Conjugation die „Verjüngung“ bewirkt. Die Resultate Maupas erfuhren dann um die Wende des Jahrhunderts eine Bestätigung und Erweiterung durch Calkins und R. Hertwig, die ebenfalls nur durch Konjugation zu behebende Depressionszustände fanden. R. Hertwig fügte diese Befunde seiner Theorie von der Bedeutung der Kernplasmarelation ein und kommt im Gegensatz zu Weismann zum Schluß, daß „die Bedingungen des Todes in der lebenden Substanz von Anfang an gegeben sind; sie sind eine notwendige Konsequenz der Lebensfunktionen“ (1904 a, p. 306). Diese Ansicht, die in mehr oder weniger modifizierter Form von den meisten Zoologen akzeptiert wurde, geriet auch nicht ins Wanken, als Enriques 1903—1910 und sein Schüler Zweibaum 1912 Versuchsresultate an Ciliaten über vollkommen willkürliche Auslösung der Conjugation sowie über lang andauernde Züchtung unter Ausschaltung derselben, die keine Schädigungen zur Folge hatte, mitteilten; die

Digitized by Google

Befunde dieser beiden Forscher waren zu vieldeutig, die experimentelle Beherrschung der Formwechselphasen war keine unumschränkte und konnte vor allem bei Nachprüfung (Jollos uned.) nicht bestätigt werden. Erst die sensationelle Mitteilung Woodruff's: „Two thousand generations of Paraemaecium“ brachte 1911 die Gemüter in Bewegung; bei der exakten Technik der Versuche war an der Richtigkeit der mitgeteilten Tatsache: daß *Paramaecium* jahrelang gezüchtet werden kann, ohne daß die Kette der fortgesetzten Zweiteilungen durch Conjugationsakte unterbrochen wird, nicht zu zweifeln. Die „potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen“ schien erwiesen. Aber bald wurde auch dieser Fall dem allgemein als gültig angenommenen Schema wieder eingefügt und zwar durch die Arbeit von Woodruff & Erdmann (1914), in der gezeigt wurde, daß in der von Woodruff asexuell gezüchteten Linie in regelmäßigen Zeitabständen, alle vier bis fünf Wochen (also nach einer bestimmten Anzahl von Teilungen) ein parthogenetischer „Reorganisationsprozeß“ (Endomixis) vorkommt, der mit einer beträchtlichen Abnahme der Teilungsrate verbunden ist.

Das Bild, welches man sich von der Stellung des Befruchtungsprozesses in der organischen Welt machte, war dadurch wieder einheitlich geworden: indem man in erster Linie die physiologische Wirkung der Befruchtung ins Auge faßte, durfte man auch asexuelle Reorganisationsprozesse in diesem Sinne in den Erscheinungskreis der Sexualität einbeziehen, welcher nun endgültig in die Reihe jener Lebenserscheinungen gestellt schien, deren rhythmische Wiederkehr in erster Linie von innen heraus, durch Faktoren, die zu der sogenannten ererbten Konstitution des Organismus gehören, bedingt und reguliert wird. Den Einflüssen der Umwelt räumte man eine bescheidene, mehr modifikatorische Rolle ein, sie sollten den Eintritt der Befruchtungsvorgänge beschleunigen oder verzögern können, aber nie über einen gewissen Maximaleffekt hinauskommen; das entscheidende Wort sollte inneren autonomen Faktoren vorbehalten bleiben.

Auf die Woodruff-Erdmann'sche Arbeit folgte eine Reihe weiterer Publikationen von zumeist amerikanischen Autoren, die die bei *Paramaecium* beobachteten Vorgänge in mehr oder weniger abgeänderter Form bei andern Ciliaten feststellten.

Bisher war nur von Versuchen an tierischen Protisten, die mit einer einzigen Ausnahme (R. Hertwig: *Actinosphaerium*) einer einzigen Klasse angehörten, die Rede gewesen; warum das? Und wieso schien es berechtigt, die aus diesen Versuchen gezogenen Schlüsse derartig zu generalisieren, daß man die prinzipielle Notwendigkeit

Digitized by Google

der Befruchtung für alles Lebende endgültig festgestellt zu haben glaubte?

Die Antwort auf die erste Frage ist einfach genug: Weil die übrigen Protozoen dem Experiment unzugänglich waren. Coccidien und Gregarinen weisen zwar Befruchtungsprozesse in den verschiedensten Variationen auf, entziehen sich aber als Parasiten nicht nur kontrollierbaren Einflüssen, sondern auch der direkten kontinuierlichen Beobachtung; Foraminiferen, Heliozoen und Myxomyceten konnte man nicht exakt genug züchten und in dem übrigen Heer der freilebenden heterotrophen Protozoen gibt es zwar leicht kultivierbare Formen genug, aber mit ganz wenigen Ausnahmen ist bei keiner der Befruchtungsprozeß eine einwandfrei festgestellte und häufig zu beobachtende Erscheinung.[1])

Aber auch auf die zweite Frage fällt es nicht schwer eine, ja sogar zwei Antworten zu finden, deren erste lautet: Die Verallgemeinerung der (auf Grund der an Ciliaten gewonnenen Versuchsergebnisse gebildeten) Vorstellung über die Rolle der Sexualität erschien deshalb statthaft, weil (allerdings nicht zu zahlreiche) Versuche an geeigneten Metazoen[2]) die an Protozoen gemachten

---

[1]) Da diese Behauptung einer viel verbreiteten Ansicht (nämlich daß Befruchtungsvorgänge bei allen Protozoengruppen nachgewiesen sind) widerspricht, bedarf sie vielleicht näherer Begründung. Die erwähnten Ausnahmen sind: *Amoeba diploidea*, *Amoeba mira*, *Trichosphaerium sieboldi* und *Scytomonas subtilis*; als beinahe sichergestellt darf das Vorkommen von Befruchtungsvorgängen bei Radiolarien gelten, obwohl ein ganz lückenloser Beweis bis heute aussteht. Von allen anderen Angaben (*Arcella*, *Difflugia*, *Cryptodifflugia Centropyxis*, *Chlamydophrys*, *Amoeba minuta*, *Amoeba proteus*, *Prowazekia*, *Mastigella vitrea* und noch viele andere) muß man m. E. eine Bestätigung durch Nachuntersuchungen abwarten, bevor man sie für gesichert ansehen darf. Wenn man bedenkt, daß die meisten dieser Angaben völlig isoliert dastehen, manchmal aber wieder für ein Objekt drei verschiedene Befruchtungstypen beschrieben und die möglichen Fehlerquellen (Parasiten, Plasmogamie; rückgängig gemachte Teilung; auf diese letztere Fehlerquelle geht auch meine Beschreibung von Befruchtungsvorgängen bei *Trypanoplasma helicis* zurück, die ich seitdem als völlig irrtümlich erkannt habe) nicht in Betracht gezogen wurden, wenn man sich ferner vergegenwärtigt, wieviele scheinbar sichere Angaben (z. B. die Autogamie von *Entamoeba muris*) sich als unrichtig herausgestellt haben, so wird man den Skeptizismus, der hier zum Ausdruck kommt, nicht übertrieben finden. Außerdem erscheint er mit einer gelegentlichen Äußerung KOFOIDS (1921): „In the autogamy of *Actinosphaerium*, as described by HERTWIG, there is a significant resemblance to endomixis in Paramecium (sic!) and inadequate evidence of syngamy of the supposed (!) pronuclei" verglichen, direkt milde.

[2]) *Hydra* und Oligochaeten; weder die übrigen Cnidarier noch Schwämme, Rhabdocölen, Bryozoen und Tunicaten wurden meines Wissens in dieser Hinsicht bisher untersucht.


Digitized by Google

Erfahrungen durchaus zu bestätigen schienen. „Geeignet" bedeutet Formen, für welche die Notwendigkeit von Befruchtungsvorgängen noch zu beweisen war, denen also außer der geschlechtlichen noch ungeschlechtliche Fortpflanzung zu Gebote steht; für die übrigen Tiere ist sie ja eine Selbstverständlichkeit[1]). Auch hier schien fortgesetzte asexuelle Fortpflanzung mit einer nicht zu beseitigenden Schädigung des Organismus verbunden zu sein.

Es war daher nur logisch, noch einen weiteren Schritt zu tun und die Parthenogenese insofern der asexuellen Fortpflanzung gleichzusetzen, als man auch von ihr annahm, daß sie als alleiniges Fortpflanzungsmittel zur Arterhaltung nicht ausreiche, sondern daß auf eine mehr oder weniger große Zahl von parthenogenetischen Generationen mindestens eine bisexuelle folgen müßte. Die Erscheinung der Heterogonie fand so als vollkommene Parallele zur Metagenese hinreichende Erklärung. Dieser Versuch, der Amphimixis zu noch größeren Ehren zu verhelfen, mußte allerdings als gescheitert betrachtet werden. Weismann hat in der Zeit von 1894—1912 ca. 150 parthenogenetische Generationen von *Herpetocypris reptans* gezüchtet, ohne eine Herabsetzung der Vitalität zu beobachten. Trotzdem erschien es noch 1920 Winkler der Mühe wert, das weit verbreitete Vorkommen dauernder Parthenogenese als alleinigen Mittels der Arterhaltung im Tierreich wahrscheinlich zu machen und nachzuweisen. Und es ist kein Zufall, daß diese Arbeit von einem Botaniker gemacht wurde; wir kommen dadurch beinahe von selbst auf die zweite Antwort auf unsere zweite Frage: Die Befruchtung konnte nur deshalb mit solcher Selbstverständlichkeit als allgemeine Lebensnotwendigkeit angesehen werden, weil die Zoologie zu wenig Fühlungnahme mit der Botanik hatte. Was von vornherein dem Zoologen als selbstverständlich erschien, war es für den Botaniker ganz und gar nicht. Jeder kennt die mannigfaltigen vegetativen Fortpflanzungsmöglichkeiten, die der Pflanze zu Gebote stehen: Stecklinge, Pfropfreiser, Ausläufer usw. Neigte die Zoologie von vorne herein eher dazu, die Frage zu stellen, ob die ungeschlechtliche Fortpflanzung (die im Tierreiche eine Art Ausnahmefall darstellt) zur Arterhaltung genügt, ob also bei den betreffenden Formen die Befruchtung etwa überflüssig

[1]) Allerdings nur so weit die Existenz des gesamten Individuums in Frage kommt; die Gewebskulturtechnik hat ja neuerdings die Frage nach einer „potentiellen Unsterblichkeit" einzelner Gewebszellkategorien nahegelegt und zum Teil ist auch eine beträchtliche Verlängerung des asexuellen Lebens von Gewebszellen über die individuelle Altersgrenze der betreffenden Tierart hinaus schon nachgewiesen.

Digitized by Google

ist, so lag dem Botaniker die Frage nach einer Notwendigkeit der Befruchtung viel näher. Es genügt an dieser Stelle den Namen Georg Klebs zu nennen, um an die Fülle von Tatsachenmaterial die der botanischen Fortpflanzungsphysiologie zu unserem Thema bereits zur Verfügung steht, zu erinnern und — darauf aufmerksam zu machen. Denn: mag auch der Name Klebs genügend bekannt sein, eingehendes Vertrautsein mit dem Lebenswerk dieses Mannes ist, wie ich glaube, noch immer nicht zu dem Element allgemein biologischer Bildung geworden, das es sein müßte. Es ist an dieser Stelle garnicht möglich, die tatsächliche Situation dieses Problems in der Botanik auch nur andeutungsweise wiederzugeben, und es ist auch garnicht nötig. In welchem Maße die prinzipielle Stellung der Befruchtung unter den Lebenserscheinungen der Pflanzen bereits klargestellt ist, mögen zwei Zitate zeigen: „In den bisher genauer untersuchten Fällen entscheidet die Außenwelt, ob überhaupt und zu welcher Zeit und in welchem Grade die Fortpflanzung (zum Teil = Befruchtung. B.) anstelle des vegetativen Wachstums tritt“ (Klebs 1904 p. 553); und „Es dürfte sich also bei Pflanzen kein Beispiel dafür anführen lassen, mit dem sich beweisen ließe, daß ununterbrochene apomiktische Vermehrung als solche zur Schwächung und Existenzgefährdung der Art führe. Wohl aber gibt es zahlreiche Beispiele, die dartun, daß die Art sich auch bei rein ungeschlechtlicher Vermehrung dauernd ohne Schädigung zu erhalten vermag“ (Winkler 1920, p. 138). Über die tatsächliche Fundierung dieser beiden Sätze sich durch Einsichtnahme in die einschlägige botanische Literatur ein Urteil zu bilden, muß ich dem Leser überlassen.

Der historische Abschnitt dieser Einleitung bedarf nur weniger Züge der Ergänzung. Während sich für die Metazoen allmählich Angaben mehrten, daß es doch dauernde ungeschlechtliche Fortpflanzung ohne Schädigung der Vitalität gäbe (Child: *Planaria velata*, Schuster: *Pristina*, Stolte: *Nais*, Goetsch: *Hydra*, Hartmann: *Stenostomum*, Hämmerling: *Aeolosoma*; ich selbst habe *Chaetogaster diastrophus* über 2 Jahre lang asexuell gezüchtet), bleibt für das Gebiet der Einzelligen nurmehr eine Arbeit zu erwähnen, die zu denselben Resultaten kommt. Hartmann (1921) hat von *Eudorina elegans* durch 5 Jahre (bis heute acht) 1300 (bis heute über 2300) asexuelle Generationen ohne irgendwelche Schädigungen gezüchtet und keinerlei Depressionen und Reorganisationsvorgänge beobachten können und hat damit dem Satz Weismann's: „Ein einziger Fall fortgesetzter agamer Fortpflanzung beweist, daß Amphimixis für die Fortdauer des Lebens nicht unerläßlich sein kann“ (1891, p. 141) neuerdings Genüge geleistet.

Digitized by Google

Trotzdem vermochten auch diese Versuche die communis opinio nicht zu ändern; nach wie vor behauptete die Verjüngungshypothese, wenn auch in abgeänderter Form, ihre Herrschaft in der Zoologie. Hatte sie doch durch die Entdeckung von mehr oder weniger asexuellen Reorganisationsvorgängen und ihre physiologische Gleichstellung mit der Amphimixis eine bequeme Hintertür gefunden: man brauchte in den verschiedenen Formulierungen an die Stelle des Wortes „Befruchtung" bloß das Wort „Reorganisationsvorgang" zu setzen, um die Hypothese den neuen Tatsachen anzupassen und in vollem Umfang beizubehalten. Mit einigen wenigen Ausnahmen (Jollos, Schleip, Doflein) ist wohl der Standpunkt der meisten Zoologen durch das folgende Zitat aus Korschelt (1922 p. 80) zu kennzeichnen: „Über das letztere Verhalten (nämlich die physiologische Degeneration nach andauernder asexueller Vermehrung B.) bestehen nun infolge der anscheinend unbegrenzten Fortführung der Kulturreihen berechtigte Zweifel, aber andererseits spricht die Einrichtung der Konjugation und ihre vermutliche Bedeutung (!) sehr entschieden für das Vorhandensein und die Notwendigkeit eines Cyclus. Wenn dieser unter besonderen Umständen, wie sie auch in jenen Kulturen gesetzt sind, verlängert wird, so bedeutet dies noch keine grundsätzliche Änderung."

Eine neuerliche experimentelle Bearbeitung des Problems erschien also schon aus diesen Gründen angebracht. Außerdem wurden aber noch im besonderen gegen die Beweiskraft der Hartmann'schen Versuchsresultate noch zwei Einwände erhoben: 1. ist nicht jede Generation cytologisch untersucht worden, also das Nichtvorhandensein eines apomiktischen Reorganisationsvorganges nicht genügend erwiesen (Rh. Erdmann 1921, p. 848), 2. ist *Eudorina* „ein grüner Organismus mit pflanzlicher Ernährungsweise, von dem unseres Erachtens nicht auf tierische Organismen geschlossen werden sollte" (Goldschmidt 1920, p. 21, Fußnote).

Lassen sich nun auch diese Einwände durch einfache Überlegungen, wie dies durch Hartmann schon geschehen ist, z. T. entkräften, so muß doch jedermann das Recht zugestanden werden, der Kohlensäureassimilation einen beliebig großen Einfluß auf den Verlauf aller übrigen Lebensvorgänge zuzuschreiben (allerdings geschieht dies bei Goldschmidt nicht in konsequenter Weise) und damit ergab sich die Notwendigkeit einer Untersuchung, die diese Einwände berücksichtigt und ihnen aus dem Wege geht. Aber es gibt noch ein drittes Moment, welches eine Neubearbeitung der Frage wünschenswert erscheinen läßt. Nämlich: Der Hartmann'sche *Eudorina*stamm konnte bis jetzt mit keinerlei Mitteln zur Bildung

Digitized by Google

sexueller Kolonien veranlaßt werden, hat solche auch seit Beginn des eigentlichen Versuchs nie spontan gebildet, und man möchte beinahe prophezeien, daß dies auch in Zukunft nie der Fall sein wird. Einerseits könnte man nun sagen, daß wohl dieser *Eudorina*stamm durch die Laboratoriumsbehandlung endgültig agam geworden ist, daß aber die Verjüngungstheorie der Befruchtung, wenn auch in ihrem Geltungsbereich dadurch eingeschränkt, doch für solche Organismen gültig sein müßte, die die Fähigkeit zur Befruchtung noch besitzen. Mag auch dieser Einwand logisch noch so anfechtbar sein, so wurde die in ihm enthaltene Behauptung doch schon oft stillschweigend gesetzt: In den meisten Diskussionen über das Befruchtungsproblem werden Bakterien und Cyanophyceen nicht erwähnt. Andererseits und vor allem könnte aber die Argumentation im Klebs'schen Sinne weit beweiskräftiger auftreten wenn es gelänge, beide Phänomene, agame Fortpflanzung und Sexualität bei einem Protisten mit holozoischer Ernährung nebeneinander zu untersuchen und ihre Verknüpfung experimentell zu analysieren.

Die Anregung zu einer solchen Untersuchung stammt von Prof. Hartmann und er hat mich auch auf die Objekte verwiesen, bei denen ein solches Unternehmen die meiste Aussicht auf Erfolg hat: die Süßwasserheliozoen. Warum von diesen *Actinophrys sol* gewählt wurde, habe ich schon an zwei Stellen (1921, 1922) auseinandergesetzt.

Wenn ich in dieser Arbeit auf einige der aufgeworfenen Fragen eine, wie ich hoffen möchte, befriedigende Antwort geben kann, so verdanke ich das in erster Linie natürlich der Gunst des Objektes. In zweiter Linie aber meinem Lehrer, Herrn Prof. Hartmann, der mich in einer Weise zum Herrn meiner Arbeitszeit machte, die für das Verhältnis zwischen Chef und Assistent keineswegs üblich (und auch nicht überall durchführbar) ist und mir so die reichen Arbeitsmöglichkeiten unseres Institutes in vollstem Umfange eröffnete.

2. Problem- und Fragestellung.

Als Einleitung seien nochmals die wesentlichsten Thesen der modifizierten Verjüngungstheorie der Befruchtung in ihrer extremsten und am konsequentesten durchgeführten Form wiederholt. Ich zitiere daher aus einem kleinen Artikel von Rh. Erdmann: „. . . . so hat die Aufzucht von *Paramaecium* in reinen Linien gezeigt, daß der Individualtod vermieden werden kann, daß aber im Organismus oder der Organismenreihe Reorgani-

Digitized by Google

sationsprozesse in irgendeiner Form vorkommen müssen, um die Spezies am Leben zu erhalten .... Diese Reorganisationsvorgänge, die als periodisch im Speziesleben wiederkehren müssen, die mit cytologischen und physiologischen Veränderungen begleitet sein müssen .... treten in den verschiedensten Formen und oft unkenntlichen Abarten in der Organismenreihe auf und sollten vom theoretischen Standpunkt in allen belebten Organismen nachweisbar sein" (1921 p. 848 u. 849).

Zieht man die Gültigkeit dieser Behauptungen in Zweifel und dazu ist man berechtigt, denn: 1. sind sie nur für einen kleinen Teil der Tierwelt bewiesen, 2. hat die botanische Entwicklungsphysiologie Tatsachen festgestellt, die eine solche Verallgemeinerung der Verjüngungstheorie unstatthaft erscheinen lassen, — so ergibt sich die neuerliche Problemstellung von selbst:

1. Ist Sexualität, d. h. Ausbildung von sexuell differenzierten Zellen oder Gameten und die damit verbundenen Folgeerscheinungen eine prinzipiell lebensnotwendige Erscheinung (das heißt: ein Vorgang, ohne den bei allen Organismen eine Kontinuität des Lebens auf die Dauer nicht möglich ist), oder wird sie dies nur unter bestimmten Konstellationen innerer und äußerer Bedingungen? Ist die Befruchtung prinzipiell lebensnotwendig, worin besteht dann ihre spezifische Wirkung?

2. Ist dauernde Fortpflanzung durch vegetative Zwei- oder Mehrfachteilung mit einer Herabsetzung der Vitalität untrennbar verbunden, führt sie also bei allen Organismen unfehlbar zum Tode, insbesondere auch bei allen Tieren? oder gibt es Organismen, die kein innerlich bedingtes physiologisches Altern kennen.

3. Wodurch wird also der Eintritt der Befruchtungsbedürftigkeit (das ist: ein physiologischer Zustand des betreffenden Systems, in dem die Kontinuität des Lebens nur durch einen Befruchtungsakt gewahrt werden kann) verursacht? Ist dieser Eintritt bei allen Organismen von autonomen Vorgängen abhängig, oder gibt es auch Formen, bei denen Änderungen von Umweltsfaktoren völlig hinreichen und unbedingt nötig sind, um den Eintritt sexueller Vorgänge herbeizuführen.

4. Gilt dasselbe auch für Reorganisationsvorgänge apomiktischer Art? müssen solche in mehr oder weniger streng fixiertem Rhythmus zwischen mehr oder weniger große Reihen agamer Fortpflanzungsschritte eingeschaltet werden, um die mit der asexuellen Vermehrung verbundenen Schädigungen hintan zu halten oder zu beseitigen?

Digitized by Google

5. Ist es statthaft, Umordnungsvorgänge irgendwelcher Art, die in ihrer physiologischen Wirkung die Befruchtung ersetzen können, für alle Organismen zu postulieren, sobald bei diesen richtige Sexualität nicht nachzuweisen ist?

Frage 1 kann ohne weiteres verneint werden.

Frage 5 ist ein methodologisches Problem und die Beantwortung muß auf Grund theoretischer Überlegungen angestrebt werden.

Frage 4 ist zum Teil deskriptiv zu behandeln, zum Teil ergibt sich ihre Beantwortung aus den Versuchsresultaten der Fragestellungen ad 2 und 3.

Frage 2 und 3 führen zu folgenden Fragestellungen:

a) „Ist es möglich, Organismen, die in der freien Natur regelmäßig geschlechtliche Fortpflanzung neben einer ungeschlechtlichen aufweisen, dauernd ungeschlechtlich zu züchten ohne jegliche Schädigung, Depression oder irgendwelche regulierenden anderen Zellvorgänge als die, welche bei der gewöhnlichen Kern- und Zellteilung sich finden" (HARTMANN 1917 und 1921 p. 224). Diese Formulierung bedarf für unser Objekt einiger Abänderungen. Erstens wissen wir nicht, ob bei *Actinophrys* in der freien Natur Befruchtungsvorgänge regelmäßig vorkommen; zweitens aber empfiehlt es sich vielleicht, um Mißverständnissen aus dem Wege zu gehen, die Fragestellung noch unmittelbarer auf das beabsichtigte Experiment hin zuzuschneiden. Von den Vertretern der Verjüngungshypothese wurde die Fragestellung immer in etwa der folgenden Weise formuliert:

b) „Treten auch bei völliger Konstanz aller Umweltsfaktoren nach einer gewissen Zahl agamer Generationen Befruchtungs- oder Reorganisationsvorgänge spontan ein, und wiederholen sich diese rhythmisch?"

Gewisse Umweltsfaktoren während der ganzen Versuchszeit konstant zu gestalten, ist eine Unmöglichkeit, mag auch das technische Rüstzeug noch so vollkommen sein. Eine einfache Überlegung zeigt, daß die Wechselwirkung zwischen Versuchstier und Umweltsfaktor (beispielsweise Nahrung) unausgesetzte Änderungen des letzteren zur Folge haben muß; selbst die Forderung, diese Änderungen auf Differentialwerte herabzudrücken, muß als ein Ideal erscheinen. Solange dieser Forderung nicht menschenmöglichst Rechnung getragen wird, so lange kann immer wieder prinzipiell der Einwand erhoben werden, daß die Inkonstanz der Außenfaktoren (die der Natur jedes derartigen Experimentes zufolge immer in ge-

Digitized by Google

wissem Sinne rhythmisch sein wird) an dem Zustandekommen der autonom erscheinenden rhythmischen Vorgänge beteiligt ist. Daraus geht aber hervor, daß die Verjüngungshypothese nie strikte bewiesen werden kann.

Außerdem ist aber Fragestellung b) gar nicht vollständig, da sie die Möglichkeit einer potentiellen Unsterblichkeit gar nicht in Erwägung zieht. Tut man dies, so gelangt man zu einer Formulierung, die in Verbindung mit b) erst die vollständige Fragestellung ergibt, nämlich:

c) „Kann man durch eine Versuchsanordnung, die möglichste Konstanz aller Umweltsfaktoren anstrebt, eine Milieukonstellation schaffen, bei der durch beliebig lange Zeiträume hindurch die einfache Zwei- (resp. Mehrfach)teilung als einzige Formwechselerscheinung zu beobachten ist und kann man die ungeminderte Lebenskraft des Versuchstiers zu jeder Zeit, womöglich zahlenmäßig, erweisen?"

In dem Moment, wo man sagen kann „die Zweiteilung ist der einzige Formwechselprozeß in meinen Kulturen", kann man also aus dem Versuchsergebnis bindende Schlüsse ziehen. Und das kann man bei der Fragestellung b) nicht!

In welcher Weise sich aber auch hier noch weitere Schwierigkeit bemerkbar machen, wird sich im IV. Kapitel zeigen.

Technisch stellen beide Fragestellungen zunächst dieselben Aufgaben. Jedoch ist auch in dieser Beziehung Fragestellung c) einfacher, da sie in dem Moment, wo das angestrebte Resultat vorliegt, gestattet, alle weiteren Bestrebungen nach Vervollkommnung der Kulturtechnik einzustellen.

Das Versuchsresultat zur Fragestellung c) gibt uns aber auch, wenn es positiv ausfällt, schon zum Teil eine Antwort auf das Problem 3; nämlich: Die Sexualität wird nicht von innen heraus bedingt. Um aber die Frage völlig zu beantworten, muß die Fragestellung heißen:

d) „Ist es möglich einen oder mehrere Umweltsfaktoren ausfindig zu machen, deren Änderung mit dem Eintritt der Sexualität in einem Kausalnexus steht und kann man dann über die Verhältnisse des Laboratoriumsexperiments hinaus noch den Indizienbeweis führen, daß diese Änderungen auch in der freien Natur das Auftreten der Befruchtungsvorgänge bewirken?" Eine völlig gleichlautende Fragestellung ist auch für asexuelle Reorganisationsvorgänge zu formulieren.

Die technischen Aufgaben, die die Fragestellungen c) und d) stellen, sind in mehr oder weniger vollkommener Weise bereits von

Digitized by Google

allen neueren experimentellen Bearbeitern dieser Probleme gelöst worden. In der einen Versuchsserie — sie sei in der Folge „Hauptversuch“ genannt — versucht man, alle greifbaren Umweltsfaktoren: Temperatur, chemische Beschaffenheit des Mediums, Nahrung und Licht möglichst gleichmäßig zu gestalten und beobachtet die Versuchstiere möglichst oft und genau, womöglich messend.

Eine prinzipielle Frage ist jedoch zweckmäßigerweise schon hier zu erledigen. Man hört nicht selten folgenden Einwand: es ist zwar zuzugeben, daß man mit geeigneten Mitteln den rhythmischen Eintritt autonomer Lebenserscheinungen hintanhalten oder gar verhindern kann, aber selbst wenn das auf die Dauer möglich sein sollte, ist es noch sehr die Frage, ob man daraus Schlüsse auf den normalen Ablauf der betreffenden Vorgänge ziehen darf. Mag dieser Einwand auch in anderen Fällen (z. B. die Zyklen der Cladoceren) berechtigt sein, hier ist er es nicht, da es hier nur darauf ankommt, die prinzipielle Möglichkeit einer dauernd agamen Züchtung zu beweisen. Richtig an diesem Einwand ist in unserem Fall nur die Forderung, daß 1. alle Lebensäußerungen des Versuchsobjekts, die uns bekannt sind, entweder im Versuch selbst oder in jedem beliebigen Zeitpunkt der Versuchsdauer (in sog. Abzweigungen) auf völlig normale Weise vonstatten gehen müßten; und daß 2. der Versuch wirklich nur in einem „die-Tiere-möglichst-unbehelligt-sein-lassen“ bestehen darf, daß also nicht etwa der Eintritt von Erscheinungen, der bei einem Sichselbst-Überlassensein der Tiere [1]) zu befürchten ist, durch besondere nach Bedarf erfolgende Eingriffe verhütet wird. Ich denke dabei an die Beseitigung von Schädigungen, die angeblich zu große Monotonie der Ernährung bei verschiedenen Organismen bewirken soll, durch Änderung der Diät. Sollte der Einwand aber mehr bedeuten, als diese eigentlich selbstverständliche Forderung, indem er nämlich den anormalen Charakter der Versuchsbedingungen betont, dann negiert er das biologische Experiment; experimentieren heißt nichts anderes, als: abnorme Situationen setzen. Indes ist es aber doch ratsam, obigem Einwand noch eine weitere Konzession zu machen, indem man nämlich den „Hauptversuch“ in mehreren Serien, denen jede eine andere möglichst verschiedene Umweltskonstellation repräsentiert, ablaufen läßt. Das den Versuchsresultaten dieser Parallelserien Gemeinsame wird dann schon eher einen biologisch vertrauenerweckenden Eindruck machen und gestattet vor allem viel leichter Schlüsse auf den normalen Ablauf der Erscheinungen in der freien Natur.

[1]) Nicht etwa: der Kultur!

Digitized by Google

Neben dem „Hauptversuch“ müssen dann beliebig viele Nebenversuche angestellt werden, in denen man bestimmte Umweltsfaktoren in möglichst einfacher Weise abändert; falls eine solche Änderung für irgendeinen Formwechselprozeß sich als bestimmend erweist, so ist dann zu prüfen, ob diese Änderung jederzeit für die Auslösung des betreffenden Vorgangs genügt oder was für eine Situation vorliegen muß, damit die betreffende Änderung auslösend wirkt.

3. Der „Hauptversuch“ (die dauernd agame Züchtung).

Über die technischen Einzelheiten der Kultur habe ich im ersten Teil dieser Untersuchungen (1923) bereits genaue Angaben gemacht und kann daher darauf verweisen. Der „Hauptversuch“ wurde in zwei Serien geführt:

Serie A. Einzellkultur (Stamm „A II“; 8 Klone, die auf acht am 9. Oktober 1920 aus Zygoten geschlüpften Keimlinge zurückgehen. Der Mutterstamm wurde im August in einem Wasserbecken des Berliner Zoologischen Gartens gefischt). Medium: Knop'sche Nährlösung 0,01 %ig, Futter: *Chlorogonium euchlorum*, Gefäße: dicke Objektträger mit je zwei Hohlschliffen in feuchter Kammer, Temperatur: 21° C. Die Kulturen wurden täglich kontrolliert, in jedem Ausschliff die Tiere gezählt und der allgemeine Habitus festgestellt [1]), beide Daten im Protokoll vermerkt (im Bedarfsfall wurde auch eine genauere mikroskopische Untersuchung vorgenommen und halbtägig kontrolliert). Dann wurde aus jedem Ausschliff ein Individuum herausgenommen (zu Zeiten vorher gewaschen) und in einen neuen Ausschliff übertragen. Abzweigungen wurden entweder direkt vorgenommen oder es wurde (für Massenkulturen) vorher die Individuenzahl im hohlgeschliffenen Objektträger angereichert und die Tiere dann in ein Schälchen übertragen.

Serie B: Massenkulturen. Medium: Knopsche Nährlösung 0,05 proz., Futter: *Gonium pectorale*, Gefäße: Boverischalen aus Jenenser Glas oder Quarz, Zimmertemperatur. Zur Weiterführung der Kultur, die alle 5—7 Tage erfolgte, werden ca. 20 Tiere einer alten Kultur

---

[1]) Dies geschah unter einer monokularen Leitzlupe, in der die Tiere dem Auge ungefähr in derselben Größe erschienen, wie auf den Photographien der Taf. 2. Diese zeigen deutlich, daß man bei dieser Vergrößerung sehr leicht jede einigermaßen erhebliche Veränderung der Tiere feststellen kann; vor allem aber ist es wohl unmöglich, ein Befruchtungsstadium zu übersehen. Die Art der Protokollierung ist aus Fig. 11 ersichtlich.


Digitized by Google

entnommen und vor Übertragung in die neue Schale gewaschen. Es wurden vier Parallelserien geführt, die auf vier am 6. Oktober 1920 aus Zygoten des Ausgangsstammes „A II“ geschlüpfte Individuen zurückgehen. Auch diese Kulturen wurden unter der Lupe täglich kontrolliert, wobei die geringe Größe der Schale ein genaues Durchmustern gestattete, so daß auch hier ein Übersehen von Befruchtungsstadien ausgeschlossen war. Außerdem wurden zur Übertragung in neue Kulturen nur solche Tiere gewählt, die eine Teilung gerade hinter sich hatten, so daß auch dann, wenn in der Kulturschale die Befruchtung etwa schon begonnen hatte, nur Tiere mit einer rein agamen „Vergangenheit“ zur Weiterzucht verwendet wurden. Da außerdem die Bedingungen für das Keimen der Zygoten eng umgrenzt und mir zum größten Teile bekannt sind, ist es fast ausgeschlossen, daß in Kulturen, die diesen Bedingungen nicht ausgesetzt waren, Tiere aus Zygoten ausschlüpfen. Daß dies nicht unumschränkt gilt, werden wir weiter unten sehen; immerhin hat aber auch dies nichts zu bedeuten, da 1. eine solche Kultur, in der die Zygoten spontan keimen (was übrigens im Verlaufe des „Hauptversuches“ nie vorkam) selbstverständlich nie zur Weiterzucht verwendet wurde und weil ferner 2. frischgeschlüpfte Tiere überaus leicht zu erkennen sind. Diese Fehlerquellen werden hier deshalb so ausführlich besprochen, weil die Serie B manches viel einleuchtender demonstriert, als die Einzellkultur. Ich habe selbstverständlich versucht, die Kulturbedingungen noch weiter zu variieren, was der Natur der Sache nach nur durch Änderung der Nahrung geschehen konnte; allein weder *Euglena* noch *Chlamydomonas* noch *Stichococcus* erwiesen sich als brauchbares Futter und Colpidien werden zwar gerne gefressen, aber die Kulturen werden dann durch Bakterien sehr bald so stark verunreinigt, daß eine rationelle Kultur auf die Dauer unmöglich ist.

Wenn ich am Schlusse dieser Einleitung noch die Namen derjenigen Herren anführe, die die Freundlichkeit hatten, meine Kulturen zu den Zeiten, wo ich von Berlin abwesend war, zu betreuen, so geschieht dies nicht nur, um ihnen auch an dieser Stelle meinen Dank zum Ausdruck zu bringen, sondern auch um dem Leser die die Resultate vertrauenswürdig erscheinen zu lassen; es waren dies: im Winter 1920—21 Dr. V. Jollos, im Sommer 1921 und Winter 1921—22 Dr. F. von Wettstein und von 1922—23 Dr. F. Süffert.

Nunmehr können die Resultate mitgeteilt werden. In beiden Serien hat sich *Actinophrys sol* vom 9. Oktober 1920 bis heute (die

Digitized by Google

Arbeit wurde am 30. Juni 1923 abgeschlossen) durch einfache vegetative Zweiteilung vermehrt, ohne dazwischen geschaltete Befruchtungsakte und künstliche Stimulation. In dieser Zeit sind in der Serie A 1244 Teilungsschritte absolviert worden. In beiden Serien wurden die Änderungen der Umwelt durch häufige Übertragung in neue Kulturmedien auf ein rationelles Mindestmaß reduziert, und wir dürfen darin das bestimmende Moment, welches eine wahrscheinlicherweise unbegrenzte vegetative Vermehrung ermöglicht, erblicken. Ob und mit welchem Grade der Bestimmtheit man auch das Vorkommen von asexuellen Reorganisationsprozessen in Abrede stellen kann, soll das Kapitel IV zeigen.

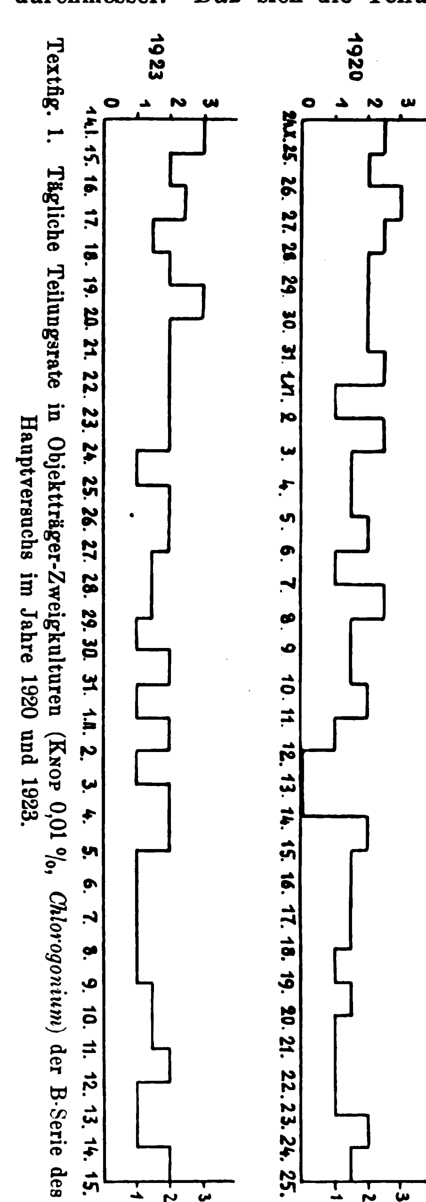
Hier soll nur der biologische Effekt der dauernd agamen Züchtung auch noch an Hand quantitativer Daten geprüft werden. Das Hauptresultat steht fest: Beide Serien sind noch am Leben.[1]) Je länger die Dauer der agamen Zucht nun ist, desto mehr würde diese einfache Feststellung genügen. Bei einer Versuchsdauer von 2 $^2/_3$ Jahren ist es jedoch vielleicht angebracht, die ungeminderte Vitalität der Versuchstiere noch durch detaillierte Angaben zu belegen. Vitalität ist nun alles andere als ein scharf definierter Begriff. Denn wenn auch in großen Umrissen der geordnete Ablauf aller lebenserhaltenden Vorgänge als ein Kriterium hoher Vitalität gelten kann, so ist es doch bei Prüfung eines Einzelvorgangs, losgelöst vom gesamten Lebensgetriebe, nicht immer so einfach zu entscheiden, ob er nun als Vitalitätsindikator gelten kann oder nicht. Es braucht nur an die Steigerung der Teilungsrate, die Hartmann bei *Eudorina elegans* durch Dauerbelichtung, also eine ungünstige Milieuänderung, erzielt hat und die zur Degeneration führt, erinnert zu werden oder an das Sich-zu-Tode-fressen mancher Organismen, um zu zeigen, daß letzten Endes doch wieder der vage Begriff der Harmonie des Ganzen herangezogen werden muß, um den Vitalitätswert eines Einzelvorgangs richtig einzuschätzen; damit ist aber die Ermittlung quantitativer Daten oft wieder illusorisch gemacht.

Es wird sich daher im vorliegenden Falle vielleicht empfehlen, sich insoweit zu bescheiden, als nur untersucht werden soll, ob sich Zahlenwerte, die bestimmten Lebensvorgängen beigeordnet sind, im Verlaufe der agamen Züchtungsperiode geändert haben oder nicht und erst dann die Einordnung dieser Werte in eine allgemeine

[1]) Anmerkung bei der Korrektur: Wegen der Unmöglichkeit, in der Einzellkultur Depressionen völlig auszuschalten, wurde sie im Sommer 1923 abgebrochen; die Massenkulturen befanden sich im Sommer 1924 noch in derselben Verfassung wie oben geschildert.


Digitized by Google

Vitalitätsnorm zu versuchen. Als geeignet habe ich hierfür zwei Werte befunden: die Teilungsrate und den Mittelwert der Cystendurchmesser. Daß sich die Teilungsrate in der Einzellkultur nicht wesentlich geändert hat, geht aus Textfig. 11 hervor; daß sie auch durch die agame Zucht in der Massenkultur keinerlei Beeinflussung erfahren hat, kann auf zweierlei Weise gezeigt werden: 1. in den Massenkulturen selber ist die Zeit, die von der Anlage der Kultur bis zum Beginn der Befruchtung (siehe 5. Kap.) verstreichen muß, im Durchschnitt dieselbe geblieben, und diese Zeit ist, wie weiter unten gezeigt werden soll, eine Funktion der Teilungsrate (Textfig. 13). 2. Entnimmt man einer Massenkultur Individuen und überträgt sie in hohlgeschliffene Objektträger (Knop 0,01 %ig, *Chlorogonium*), so zeigt sich ein typisches Verhalten der Teilungsrate, welches aus den Kurven der Textfig. 1 deutlich ersichtlich ist; in den ersten Tagen erreicht sie den Durchschnittswert 2, um dann nach einiger Zeit auf 1,5 herabzusinken. Textfig. 1 zeigt, daß diese Reaktionsnorm durch 2 Jahre agamer Züchtung nicht geändert wurde. Die Variabilität der Cystendurchmesser[1]) zeigt ebenfalls keine Änderung, wie aus Textfig. 2 ersichtlich ist und ein Vergleich der beiden Mittelwerte zeigt: im Jahre 1923 beträgt er 31,02 $\mu \pm 0,16$ gegen 30,74 $\mu \pm 0,15$ im Jahre 1921.

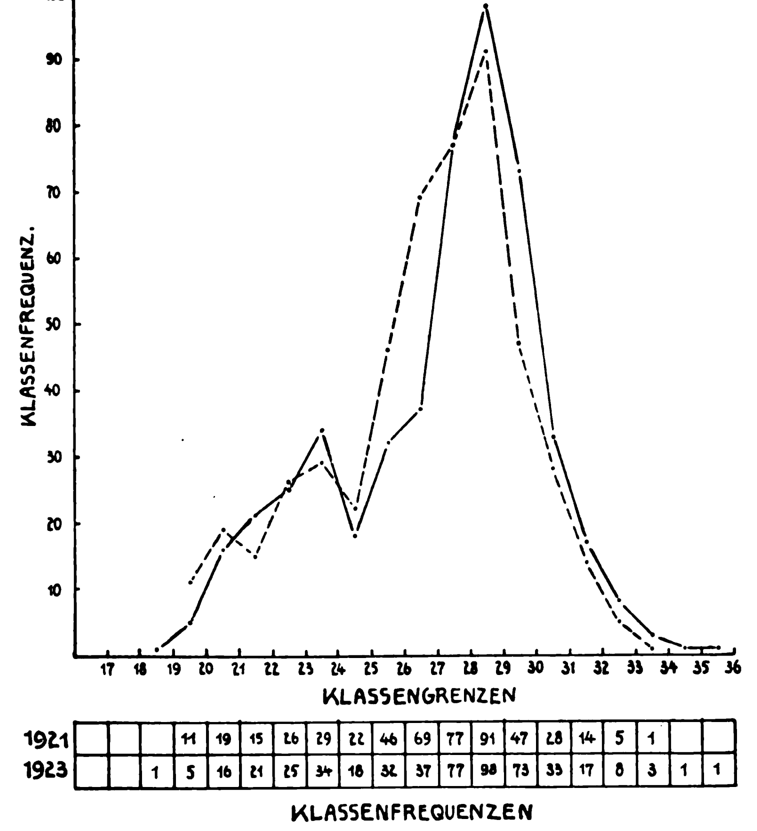


Textfig. 1. Tägliche Teilungsrate in Objektträger-Zweigkulturen (Knop 0,01 %, *Chlorogonium*) der B-Serie des Hauptversuchs im Jahre 1920 und 1923.

[1]) Für die Konstruktion jeder Kurve wurden Proben aus drei Kulturen ent-

Digitized by Google

Teilungsrate und Cystengröße wurden zunächst aus dem Grunde gewählt, weil sie die am leichtesten feststellbaren quantitativen Daten sind. Außerdem wurde seit jeher speziell die Teilungsrate als brauchbarer Vitalitätsindikator angesehen und verwendet. Auch die Cystengröße wurde von R. Hertwig bei *Actinosphaerium Eichhorni*



1921				11	19	15	26	29	22	46	69	77	91	47	28	14	5	1		
1923			1	5	16	21	25	34	18	32	37	77	98	73	33	17	8	3	1	1

Textfig. 2. Variabilitätskurven der Cystendurchmesser des Stammes A II (Serie B des Hauptversuchs) im Jahre 1921 (unterbrochen) und 1923 (ausgezogen). Gesamtzahl jeder Population: 500. Klassenspielraum: 1 mm oder 1,15 μ. Die Nebengipfel jeder Kurve (in Klasse 23,5) ist durch parthenogenetische Cysten entstanden.

nommen. Nach dem frischen ungequetschten Präparat wurden mit dem Zeichenapparat die Umrisse der inneren Cystenhülle gezeichnet (aus zwei Kulturen je 200 Cysten, aus einer 100) und dann mit dem Zirkel ausgemessen. Die in mm-Werten ausgedrückten Durchmesser wurden direkt zur Konstruktion der Kurven verwendet. Die wirklichen Werte erhält man in μ durch Multiplikation der mm-Werte mit 1,15.

Digitized by Google

wenn auch nicht direkt als Vitalitätsindikator bezeichnet, so doch in diesem Sinne als eines der Kriterien derjenigen Veränderungen angesehen, die nach seinen Erfahrungen eine lang andauernde agame Vermehrung zur Folge haben sollte; er schreibt: „Vergleicht man die Cystengrößen in den ersten Wochen einer Kultur mit denen, welche man nach monatelang fortgesetzter Kultur erzielt, so enthalten die Cysten anfänglich achtmal so viel Masse als später .... ich erzielte stets durch lang fortgesetzte Kultur Verkleinerung der Cysten und Störungen der Reifungsteilungen“ (1905, p. 192—193). Hertwig versteht hier allerdings unter Cysten die sog. Primärcysten von *Actinosphaerium*, die den einzelnen Gamonten von *Actinophrys* entsprechen, aber da bei dieser ein inniger Zusammenhang zwischen Gamonten- und Cystengröße besteht, glaube ich ihn für *Actinosphaerium* auch annehmen zu dürfen. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß ich auch die Kernplasmarelation von zahlreichen Cysten im Jahre 1921 und 1923 untersucht habe; sie war unverändert geblieben; die Kernplasmarelation der vegetativen Tiere zu untersuchen, hat wegen des ungemein wechselnden Grades der Vakuolisierung des Protoplasmas wenig Sinn.

Weiterhin habe ich auch die Erfahrung gemacht, daß bei *Actinophrys* Herabsetzung der Teilungsrate und Cystengröße ceteris paribus Hand in Hand gehen mit herabgesetzter Resistenz gegen allerlei Schädigungen (schlechte Nährlösung, verunreinigtes Futter, hohe Temperatur). Damit dürfte die Berechtigung, die Cystengröße als Vitalitätsindikator anzusehen, dargelegt sein.

Einen weiteren Beleg für die ungeminderte Lebenskraft der Tiere in beiden Serien des Hauptversuchs nach fast dreijähriger agamer Züchtung ergibt die Beobachtung des Befruchtungsvorganges. Von Zeit zu Zeit wurden der Einzellkultur Tiere entnommen, in Massenkulturen sich vermehren gelassen und den die Befruchtung auslösenden Bedingungen ausgesetzt. Die Versuche fielen zu allen Zeiten positiv aus; die Zeit, die von der Anlage der Kultur bis zum Eintritt der Befruchtung verstrich, war, wenn man den Temperaturfaktor in Rechnung stellte, immer die gleiche; und der Befruchtungsvorgang selbst verlief immer unter den gleichen Begleiterscheinungen und lieferte normale Cysten. Ja, sogar der für diesen Stamm charakteristische relativ hohe Prozentsatz parthenogenetischer Cysten blieb in allen diesen Zweigkulturen annähernd derselbe (s. Textfig. 2, der zweite Gipfel der Kurve in der Klasse 23—24). Weiterhin ergaben sich auch keinerlei Unterschiede zwischen den Kulturen 1921 und denen des Jahres 1923 in bezug

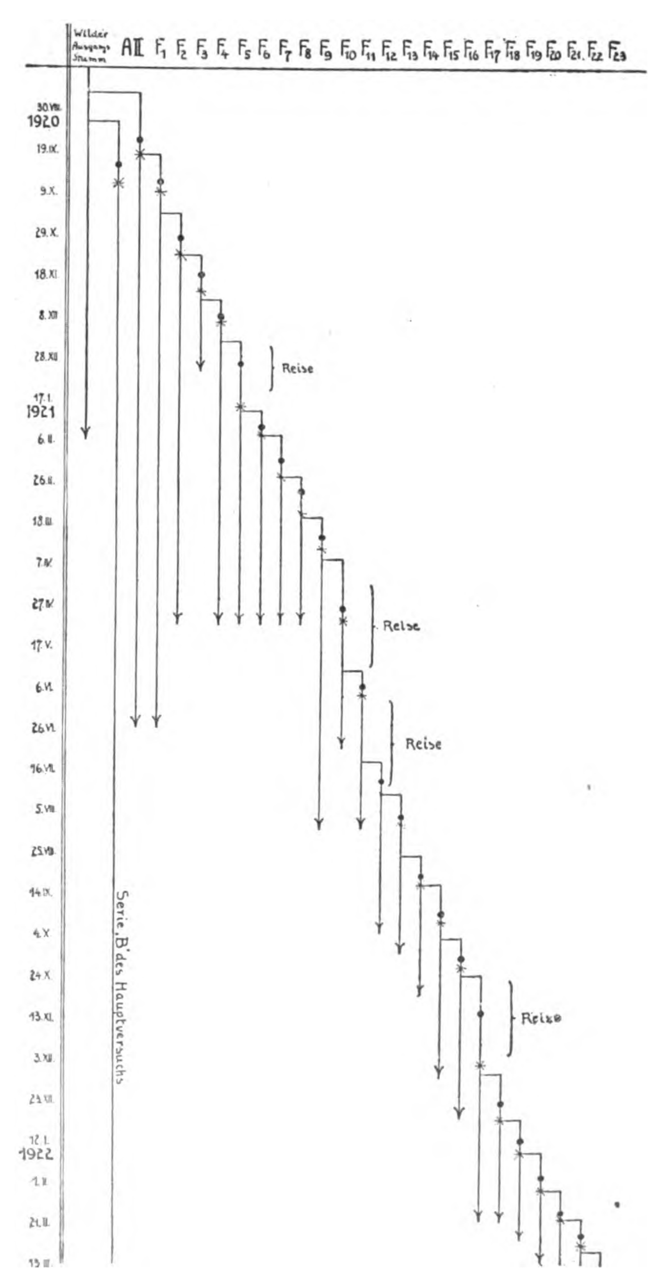
Digitized by Google

auf die Resistenz diversen Schädigungen gegenüber. Im Gegenteil, der Stamm „A II" erwies sich im Durchschnitt sogar als resistenter verschiedenen anderen Stämmen gegenüber, die das gleiche Alter und die gleiche Abstammung hatten, in deren Vorgeschichte jedoch zahlreiche Befruchtungsakte zwischen die einzelnen agamen Fortpflanzungsperioden eingeschaltet waren.

Und damit kommen wir zu einer letzten Demonstration der Unschädlichkeit einer langwährenden asexuellen Vermehrung. Neben den beiden Serien des „Hauptversuchs" wurde eine Parallelserie gezüchtet, in der die Befruchtung nicht durch Konstanz des Milieus ausgeschaltet war, sondern möglichst bald experimentell ausgelöst wurde; die Cysten wurden sodann möglichst schnell zum Keimen gebracht und die Keimlinge weiter gezüchtet. Diese F_1-Generation wurde möglichst bald wieder zur Befruchtung gezwungen und die Cysten zur Keimung gebracht. Dieselbe Prozedur wurde mit F_2 wiederholt, und in dieser Weise die Serie in continuo weitergezüchtet (Textfig. 3).

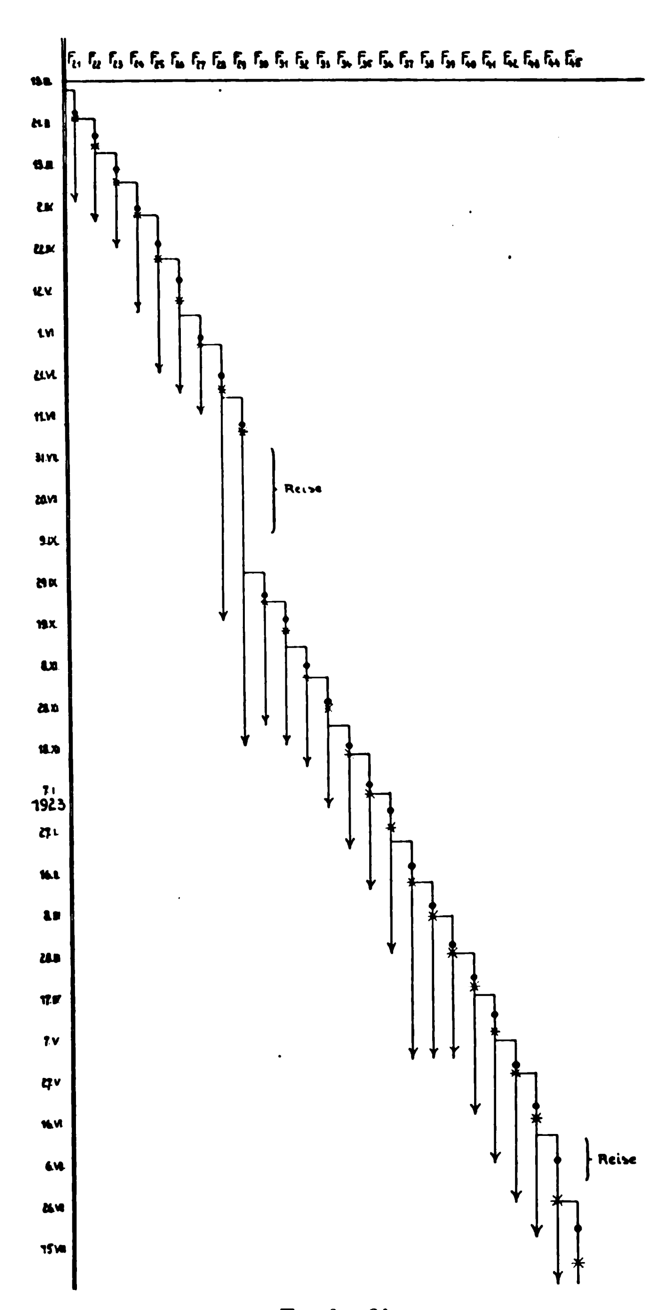
Auf diese Weise hatte ich jederzeit einen *Actinophrys*stamm zur Verfügung, der zwar ursprünglich von Geschwistertieren der Ausgangsindividuen der beiden Serien A und B abstammte, bei dem aber innerhalb derselben Zeit, in der die Serie A eine gewisse Zahl agamer Teilungsschritte absolviert hatte, eine gewisse Zahl von Befruchtungsakten zwischen eine Reihe abgeschlossener Perioden agamer Vermehrung eingeschaltet war. Bestünde die Verjüngungshypothese der Befruchtung für *Actinophrys* zu Recht, dann müßten die Tiere dieser Nebenserie, die so und so oft Gelegenheit zur „Verjüngung" hatten, ihren dauernd agam gezüchteten Geschwistern des „Hauptversuchs" gegenüber eine höhere Vitalität haben; richtiger gesagt, sie müßten die Vitalität der Ausgangskultur in ungemindertem Grade bewahrt haben, während sie in den agamen Serien abgeschwächt sein müßte. Dies ist nicht der Fall. Im Gegenteil! Oft zeigt eine der F-Generationen eine geminderte Vitalität, während die Lebenskraft der Hauptserien ungemindert auf gleicher Höhe blieb (Textfig. 14). Was für die Vitalität im allgemeinen, gilt auch im einzelnen für Teilungsrate und Cystengröße. Im 4. Kapitel wird noch einiges Material zu dieser Frage beigebracht werden. Hier sei nur noch so viel gesagt, daß es, wenn wir die schädigende Wirkung der asexuellen Fortpflanzung einmal (wenigstens für unseren Fall) als nicht vorhanden ansehen, relativ verständlich ist, wieso unter Umständen einmal eine F-Generation

Digitized by Google



Textfig. 3a. Aufeinanderfolge der sexuellen Generationen des Stammes „A II". ○ = Befruchtung, * = Keimung. Die senkrechten Pfeile zeigen an, bis zu welchem Datum die betreffende F-Generation asexuell gezüchtet wurde. Da zu den Zeiten, in denen ich verreist war, meine Vertreter diesen Versuch nicht fortzusetzen, sondern nur alle gerade vorhandenen Generationen asexuell weiterzuzüchten hatten, zeigt die Reihe an diesen Stellen längere Zeiträume an.

Digitized by Google



Textfig. 3b.
Aufeinanderfolge der sexuellen Generationen des Stammes „A II“. Fortsetzung.

Digitized by Google

geringere Lebenskraft zeigt, als die Tiere der agamen Hauptserie. Im Verlauf solcher langdauernder Kulturversuche sind die Organismen natürlich Schädigungen verschiedenster Art ausgesetzt. Nun habe ich schon 1923 die Empfindlichkeit der Befruchtungsstadien, Cysten und Keimlinge hervorgehoben. Es wäre also gar kein Wunder, wenn ein Stamm, dessen Vorgeschichte so und so viele Perioden erhöhter Empfänglichkeit für alle möglichen schädlichen Einflüsse aufweist, zu Zeiten weniger „auf der Höhe" ist als ein Stamm, dessen Vorgeschichte von solchen sensiblen Perioden freigeblieben ist.

Wir können nunmehr das Ergebnis dieses Kapitels, wie folgt, kurz zusammenfassen. Die $2^2/_3$ Jahre lang andauernde agame Züchtung hat keinerlei erkennbare Schädigungen der Versuchstiere zur Folge gehabt; die Tiere der asexuellen Versuchsserie unterscheiden sich in keiner Weise von Tieren eines Stammes, bei denen in dieselbe Zeitspanne, in der jene 1244 Teilungsschritte absolviert haben, 43 Befruchtungsakte fielen.

4. Die Depressionen. (Taf. 1 u. 2.)

Bisher war unser Augenmerk nur auf das Vorhanden- oder Nichtvorhandensein von Befruchtungsvorgängen in den agamen Zuchtreihen gerichtet gewesen. Gilt nun dasselbe, was wir für die Befruchtung diesbezüglich aussagen konnten, auch für asexuelle Reorganisationsprozesse? Ist es, mit anderen Worten, möglich, den Nachweis zu erbringen, daß in den beiden Serien des Hauptversuchs auch solche Reorganisationsprozesse nicht vorkommen und nicht vorgekommen sind?

Für Reorganisationsvorgänge, die irgendwelchen sexuellen Charakter haben (etwa Parthenogenese) kann dieser Nachweis ohne weiteres für erbracht gelten. Wenn man sich den ganzen Ablauf des normalen Befruchtungsvorgangs von *Actinophrys* vergegenwärtigt, so wird man zugeben müssen, daß ein Prozeß, der mit der Befruchtung etwas gemeinsam hat, in einigen Punkten mit ihm übereinstimmen müßte, z. B. Rückbildung der Pseudopodien, Fettspeicherung, Cystenbildung. Das wäre aber ein derart auffälliges Phänomen, daß es nicht hätte übersehen werden können.

Es bleibt also nur die Möglichkeit des Vorkommens ganz andersartiger Reorganisationsvorgänge übrig. Und da ist zunächst die Frage aufzuwerfen, ob denn Anhaltspunkte vorliegen, welche die

Digitized by Google

Diskussion dieser Möglichkeit überhaupt rechtfertigen. Solche Anhaltspunkte gibt es nun (leider! möchte ich beinahe sagen). Es sind die ziemlich zahlreichen Punkte in der Kurve der Figur 11, an denen die Teilungsrate auf den Wert 0 herabsinkt und die jedem Gegner der hier vertretenen Anschauungen gewiß schon aufgefallen sind. Es liegt gewiß sehr nahe, sie mit den Depressionen („rhytms") der Ciliatenzuchten zu identifizieren und an diesen Stellen Reorganisationsprozesse zu vermuten.

Diese Depressionen müssen vor allem genauer beschrieben werden. Textfig. 11 zeigt zunächst nur, daß in verschieden großen Abständen die Teilungsrate den Wert 0 erreicht, manchmal nur für die Dauer eines Tages, nie für länger als drei Tage. Das Zuchtprotokoll zeigt außerdem, daß dieses Sinken der Teilungsrate zwar nicht selten länger anhält, in allen diesen Fällen jedoch stets mit dem Tode der betreffenden Linie sein Ende findet (Textfig. 15). Auf diesen Tiefpunkten der Kurve haben die Tiere meist[1]) ein vom normalen Habitus abweichendes Aussehen; und zwar lassen sich zwei verschiedene Typen von Veränderungen deutlich unterscheiden, die als Depression und Degeneration bezeichnet werden mögen. Ungefähr entsprechen jene den „leichten Depressionen" R. Hertwig's = „rhytms" der Amerikaner, diese den „tiefen Depressionen" Hertwig's = „depressions" der Amerikaner. Die morphologischen Veränderungen, die diese Stadien begleiten, sind ungemein charakteristisch und stets dieselben. Ihre genaue Festlegung gestattet auch die Behauptung, daß diese beiden Vorgänge gelegentlich, wenn auch weit seltener, auch in der Serie B des Hauptversuchs, also in den Massenkulturen auftreten.

Der Depressionsvorgang (Taf. 14, Fig. 2—4, Taf. 15 Fig. 7, 8) ist zunächst gekennzeichnet durch mehr oder weniger plötzliche Sistierung der Nahrungsaufnahme; die von früher her im Tier befindliche Nahrung wird jedoch verdaut und eine bereits angebahnte Teilung unter allen Umständen noch durchgeführt.

Ist das unmittelbar vor Eintritt der Depression aufgenommene Nahrungsquantum verhältnismäßig groß, so können im Depressionszustand noch eine, ja gelegentlich noch sogar zwei Teilungen erfolgen. Es kommt auch nicht selten vor, daß eine dieser Teilungen

[1] Gelegentlich sind die Tiere an den Nullpunkten der Kurve in keiner Weise von normalen zu unterscheiden und in diesen Fällen kann die Sistierung der Teilung stets in ungezwungener Weise auf ungenügende Ernährung oder tiefe Temperatur zurückgeführt werden.


Digitized by Google

„stecken bleibt". Das Tier verharrt dann bis zum Ende der Depression auf dem Biskuit- oder Hantelstadium. In Gestalt und Pseudopodienbildung unterscheiden sich die Depressionstiere in keiner Weise von normalen Individuen. Dasselbe gilt anfangs auch für die Größe, die jedoch bei längerem Anhalten der Depression erheblich abnehmen kann (Taf. 14 Fig. 5, Taf. 15 Fig. 7). Die Abwesenheit von Nahrungsvakuolen und -resten gestaltet die äußeren Körperumrisse und die Vakuolisierung des Ektoplasmas gleichmäßiger, verwischt andererseits die Abgrenzung des Entoplasmas. In extremen Fällen nimmt die Zahl der Lipoblasten stark zu; solche Formen neigen dann stets zum Übergang in das Degenerationsstadium. Gefärbte Totalpräparate sowie Schnitte zeigen keinerlei Kernveränderungen. Ich habe zeitweilig die Tiere der Serie A einer längeren cytologischen Kontrolle, wie sie Rhoda Erdmann für alle derartigen Kulturen verlangt, unterworfen, und nie eine Abweichung von dem oben mitgeteilten Tatbestand feststellen können. Die betreffenden Perioden cytologischer Kontrolle sind in Textfig. 11 angemerkt.

Das Hauptergebnis der morphologischen Untersuchung der Depressionen ist jedoch, daß zwischen Depressions- und Normalzustand alle Übergänge vorkommen (Taf. 15 Fig. 8), daß somit die oben gegebene Beschreibung nur das Extrem charakterisiert. Fig. 8 zeigt, daß auch im Depressionsstadium Nahrung aufgenommen und verdaut werden kann. An sich wäre all dies noch kein stichhaltiges Argument gegen die Auffassung der Depression als einer autonomen „Alters"erscheinung, es gewinnt jedoch sofort an Bedeutung, wenn der Versuch zeigt, daß die Depression in jedem der auf Fig. 8 abgebildeten Stadien sofort aufgehoben werden kann, während sie andererseits unter optimalen Bedingungen (nur in Massen- oder alten Zählkulturen) wochenlang andauern kann. In diesem Zusammenhang ist beachtenswert, daß die Mehrzahl aller Abbildungen von *Actinophrys* in der Literatur Depressionsformen wiedergibt und daß ich im Freien auch fast stets solche gefunden habe.

Die Depression kann nun entweder (direkt oder nach vorhergehender Atrophie) zum Tode führen, der dann im Laufe weniger (5—8) Stunden unter körnigem Zerfall des Protoplasmas eintritt und das Tier in ein bräunliches Körnerhäufchen verwandelt, oder es tritt die Rückkehr zur normalen Lebenstätigkeit ein und zwar kann das in jedem Stadium der Depression erfolgen. Dies geschieht entweder ganz plötzlich (innerhalb von 2—8 Stunden) was nur bei Änderung des Kulturmilieus der Fall ist, oder allmählich;

Digitized by Google

letzteres dürfen wir als eine Art Adaptation ansehen, wobei wahrscheinlicherweise schädliche Substanzen durch die Lebenstätigkeit der Heliozoen beseitigt werden.

Von ganz anderem Habitus sind die Degenerationsstadien (Taf. 14 Fig. 6, Taf. 15 Fig. 9, 10). Sistierung der Nahrungsaufnahme tritt auch hier ein. Nur erfolgt sie allmählich und erst nach Sistierung der Teilung. Doch stimmen die Anfangsstadien sehr oft mit Depressionen überein. Auch hier ist das Gleichförmigwerden aller cytoplasmatischen Strukturen zu beobachten. Doch treten noch hinzu: 1. Fettspeicherung, 2. Riesenwuchs und 3. Kernhypertrophie. Die Fettspeicherung tritt erst nach völliger Sistierung der Nahrungsaufnahme ein und steigert sich von da ab, bis das Plasma der Tiere beinahe so dunkel wird, wie im Metaphasenstadium der progamen Mitose. Sie tritt zunächst an der Grenze zwischen Ento- und Ektoplasma auf und verbreitet sich von da über das ganze Ektoplasma. Doch kommt es nie zur Bildung von so großen Fettkugeln wie bei der Befruchtung; das Protoplasma sieht stets ziemlich fein gekörnt aus und macht Tiere, die nicht gequetscht sind, fast undurchsichtig. Riesenwuchs und Kernhypertrophie brauchen nicht unbedingt im Gefolge der Fettspeicherung aufzutreten. Der Tod tritt oft schon vorher ein. Im anderen Fall kann der Gesamtdurchmesser der Tiere auf das zweieinhalbfache des normalen Durchschnittswertes gesteigert werden. Bei Kernhypertrophie wird meist die Menge der Nukleolarbrocken stark vermehrt, die zu großen Ballen gehäuft die Kernmembran in dichter Schicht bedecken. Erst in ihrem weiteren Verlauf kann der Kerndurchmesser bis auf das doppelte Normalmaß ansteigen.

Tiere, die diese Veränderungen zeigen, sind nun nach meinen Erfahrungen stets dem Tode geweiht. In keinem Fall, weder in der Zählkultur noch bei Isolierung aus Massenkultur gelang es, Degenerationsstadien wieder zur normalen Vermehrung zu veranlassen. Der Tod trat auch hier stets im Verlaufe einiger Stunden unter körniger Desorganisation des Protoplasmas ein. Auf diese Feststellung ist deshalb besonderes Gewicht zu legen, weil die dunkle Granulierung des Protoplasmas bei oberflächlicher Betrachtung den Verdacht besonders nahe legt, daß in diesen Stadien, ähnlich wie bei *Paramaecium* Reorganisationsprozesse vor sich gehen.

Ich glaube mich nicht mit der rein negativen Feststellung begnügen zu dürfen, daß ich in keinem Fall von Depressionen auch nur Spuren irgendwelcher Reorganisationsvorgänge habe feststellen können. Solange es nicht gelungen ist, die Depressionen durch

Digitized by Google

weitere Vervollkommnung der Kulturtechnik gänzlich in Wegfall zu bringen (die Versuche werden deshalb fortgesetzt), muß es mein Bestreben sein, den Nachweis zu führen, daß diese Depressionszustände nur durch Änderungen bestimmter Umweltsfaktoren verursacht werden. Denn die Möglichkeit einer Beeinflussung des Eintretens von Vorgängen, die primär von innen heraus induziert sind, durch äußere Faktoren wird ja auch von den Vertretern der Verjüngungshypothese zugegeben. Für einen solchen Nachweis genügt es auch keineswegs zu zeigen, daß man mit geeigneten Mitteln Depressionen jederzeit auslösen kann. Man muß vielmehr den Indizienbeweis dafür anstreben, daß auch die Depressionen in den beiden Serien des Hauptversuchs auf Milieuveränderungen zurückzuführen sind.

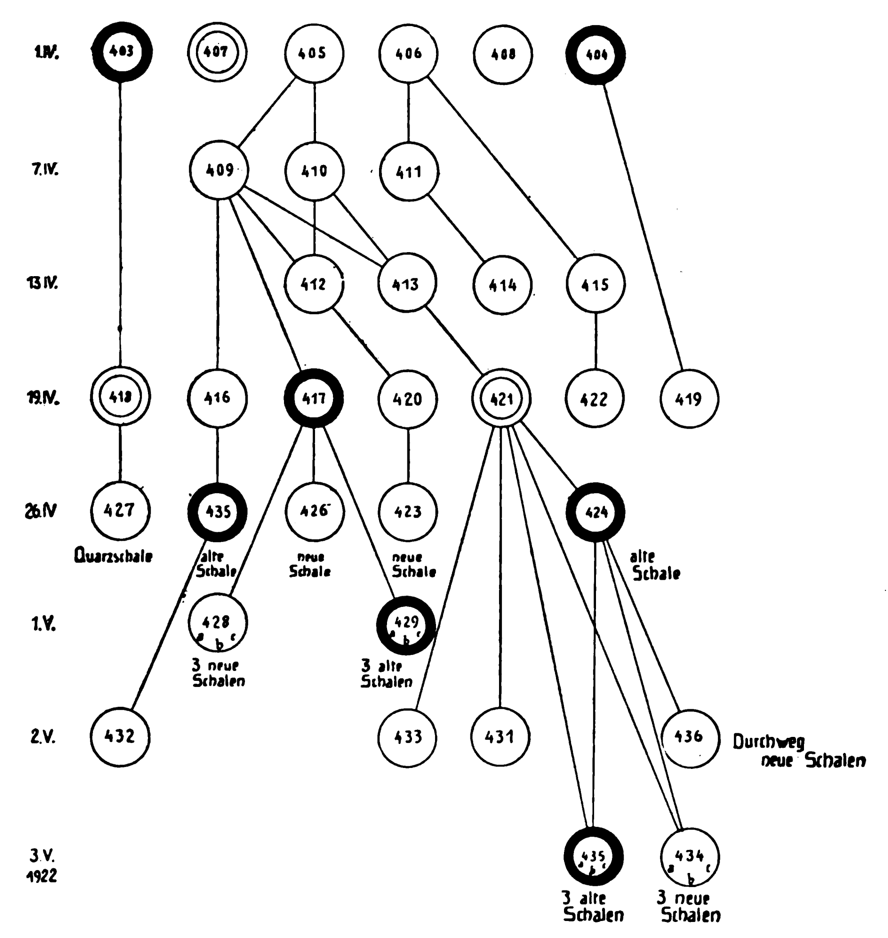
Hier ist zunächst auf einen wichtigen Punkt aufmerksam zu machen. Die Nullpunkte in der Kurve der Fig. 11 bedeuten keineswegs, daß an dem betreffenden Tage in allen acht Einzellinien der Serie A Depressionen eingetreten sind. Denn wie die Protokollproben (Textfig. 15) zeigen, können an ein und demselben Tage in einem Objektträger die Tiere normale Vermehrung zeigen, in einem anderen hingegen sich in Depression befinden. Wir dürfen hierin die Wirksamkeit des gänzlich unberechenbaren Glasfaktors erblicken. Da ich nun bei der Konstruktion der Kurve gezwungen war, den kontinuierlichen Lebensfaden der Kultur rückläufig, also von 1923—1920 im Protokoll zu verfolgen (eine Angabe von Durchschnittswerten der Teilungsrate aller acht Linien pro Tag, in die natürlich alle irrelevanten Todesfälle hineinkommen würden, erschien mir als unrationell), so gibt bei die Kurve nicht ganz das tatsächliche Bild wieder. Es sind daher der folgenden Betrachtung aus der Kurve der Fig. 11 alle Nullpunkte auszuscheiden, denen 1. nicht eine allgemeine Depression in allen acht Linien entspricht und 2. alle diejenigen, in denen die Tiere völlig normalen Habitus zeigen. Aber selbst nach Elimination dieser bleibt noch immer eine ziemlich große Zahl von Nullpunkten übrig, die dann in der Kurve durch ein darüber stehendes D gekennzeichnet sind.

Versuche, die Depressionen experimentell auszulösen, habe ich oft und stets mit Erfolg ausgeführt. Als hierfür wirksam haben sich erwiesen: 1. schlechtes Glas der Kulturgefäße, d. h. lange gebrauchtes Jenenser oder gewöhnliches Laboratoriumsglas; 2. Gefäße, in denen viel mit Fixierungsmitteln hantiert wurde; 3. Kulturgefäße, die von den Resten früherer Kulturen nur ungenügend gereinigt waren; 4. unbewegliche, resp. abgestorbene Futterflagellaten; 5. Futterauf-

Digitized by Google

schwemmungen, die mit Chlorellen oder Bakterien stark verunreinigt sind; 6. Abweichungen in der Zusammensetzung der Nährlösungen; 7. hohe Temperatur (über 25° C).

Schon diese Mannigfaltigkeit von Faktoren, die alle denselben Effekt haben, läßt uns die innere Bedingtheit der Depressionen



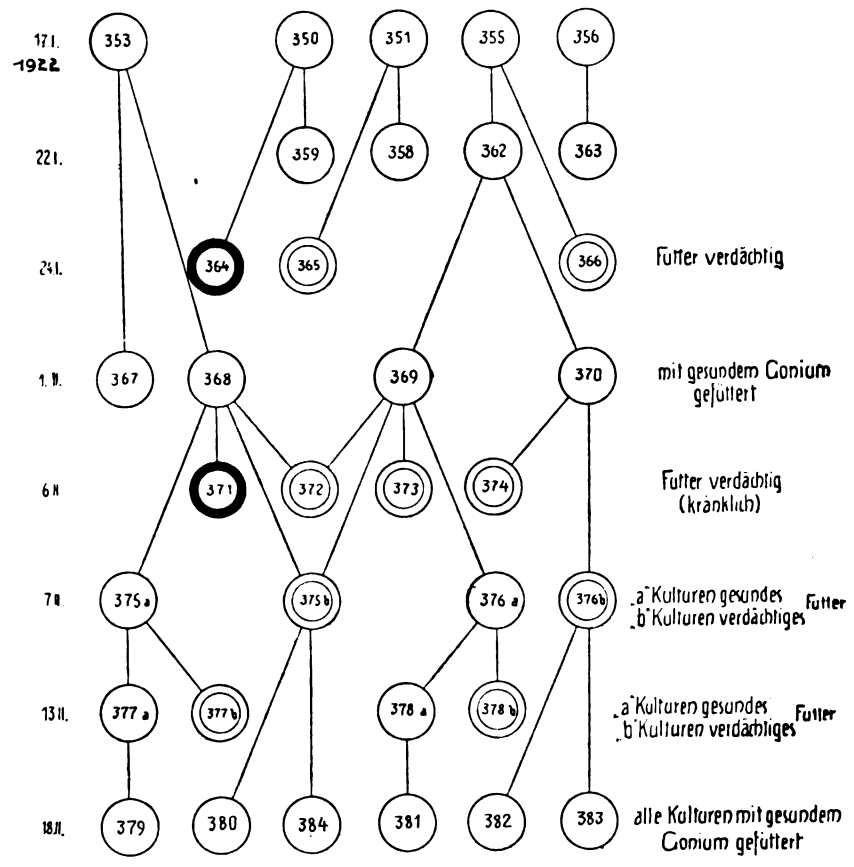
Textfig. 4. Protokollprobe der B-Serie des Hauptversuchs. Kreis mit einfacher Kontur: normale Kultur. Kreis mit doppelter Kontur: Depression. Kreis mit dicker Kontur: Degeneration.

verdächtig erscheinen. Auf der anderen Seite macht sie es aber begreiflich, daß die Depressionen in meinen Kulturen nie völlig auszuschalten waren. Weiterhin kann es dann aber auch nicht wundernehmen, wenn es mir nicht in allen Fällen möglich gewesen

Digitized by Google

ist, den oder die Faktoren, die im einzelnen Fall gerade verantwortlich zu machen waren, genauer zu ermitteln.

Daher muß der Indizienbeweis auf dreierlei Weise angestrebt werden. Der Hinweis auf das gänzlich ungeordnete Auftreten der Depressionen (Textfig. 11, 13 und Zählkulturprotokoll, Textfig. 15)



Textfig. 5. Protokollprobe der B-Serie des Hauptversuchs. Kreis mit einfacher Kontur: normale Kultur. Kreis mit doppelter Kontur: Depression. Kreis mit dicker Kontur: Degeneration.

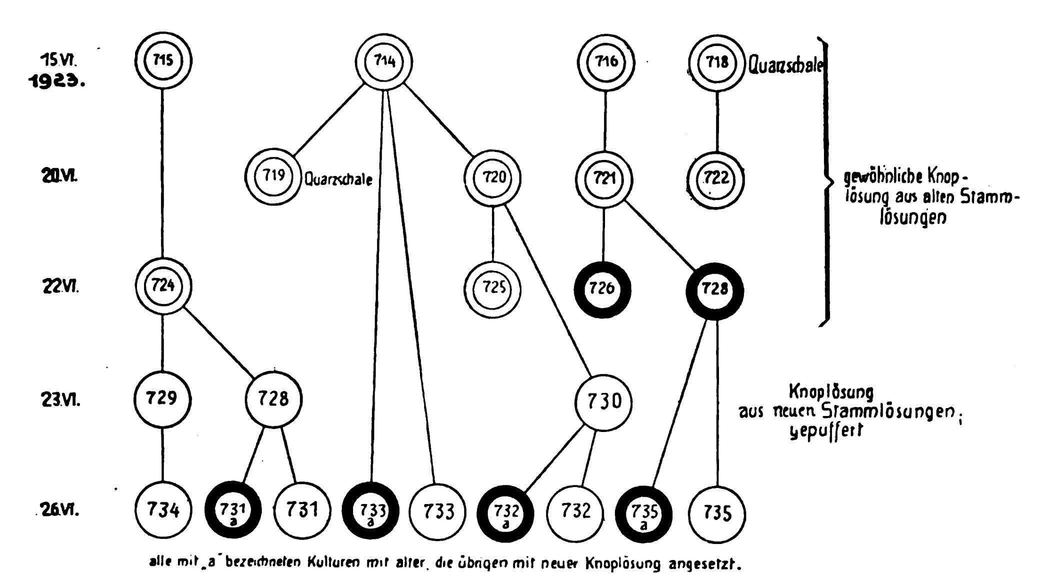
kann nicht mehr als eine vage Andeutung des von mir für wahr gehaltenen Sachverhalts darstellen. Es sind also in diesem Sinne folgende Tatsachen als Indizien anzuführen:

1. Die Koinzidenz der Depressionsstadien mit einer oft erst nachträglich ermittelten Änderung eines Milieufaktors. die allerdings

Digitized by Google

nicht immer nachweisbar war; die beobachteten Fälle sind in der Textfig. 15 und im Protokoll der Serie B (Textfig. 13) verzeichnet.

2. In vielen Fällen war es möglich, in der B-Serie einer bereits eingetretenen Depression dadurch ein mehr oder weniger rasches Ende zu bereiten, daß der verdächtige Außenfaktor in einem Teil der Kulturen beseitigt wurde; so behandelte Kulturen verhielten sich wieder normal, während in den anderen die Depression anhielt (Textfig. 4—6). Am leichtesten gelang die Ausschaltung des Glasfaktors durch Verwendung von Quarzschalen. Ebenso war eine Chlorelleninfektion leicht zu erkennen, schwerer jedoch zu bekämpfen,



Textfig. 6. Protokollprobe der B-Serie des Hauptversuchs. Kreis mit einfacher Kontur: normale Kultur. Kreis mit doppelter Kontur: Depression. Kreis mit dicker Kontur: Degeneration.

da in diesem Falle die Infektion von den Agarplatten, auf denen die Futterflagellaten gezüchtet wurden, ihren Ausgang genommen hatte. Noch schwieriger war die Beeinflussung durch anderweitig ungeeignetes Futter, dessen Qualität zwar leicht feststellbar war, zu beseitigen. Denn das Gedeihen und damit die Beschaffenheit der Flagellaten hängt wieder von den unvermeidlichen Schwankungen in der Beschaffenheit der Nährböden ab. Und am allerschwierigsten sind Mängel in der chemischen Zusammensetzung der Nährlösung nachzuweisen, da wir damit in den Bereich der oligodynamischen Giftwirkungen kommen. Auch hierfür sind die positiven Fälle in

Digitized by Google

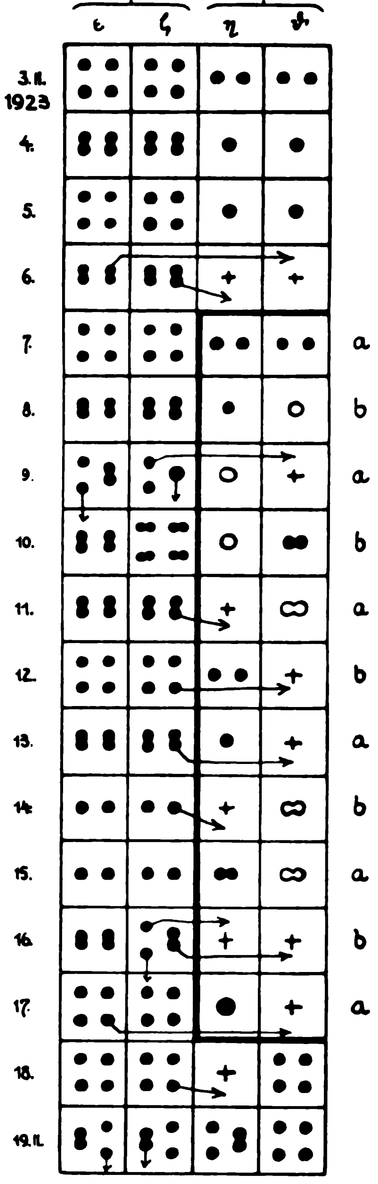
Textfig. 11 und in dem Protokoll der Serie B (Textfig. 13) eingetragen. Daß bei der Einzellkultur der Nachweis durch Anlegen von Zweigkulturen viel schwerer ist als bei Massenkulturen, ist verständlich, da ja als Vergleichszeit immer nur ein Tag zur Verfügung steht und man die Kulturen nicht ungebührlich schwächen darf. Außerdem ist gerade hier der Glasfaktor sehr schwer auszuschalten, da mir weder Objektträger aus Jenenser Glas geschweige denn aus Quarz zur Verfügung standen. Immerhin scheint mir noch zweierlei beachtenswert. Erstens der Umstand, daß die Depressionen in der B-Serie viel viel seltener auftraten als in der Zählkultur, was bei Annahme einer inneren Bedingtheit fast unverständlich ist, jedoch sofort verständlich wird, wenn wir eine Verursachung durch Außenfaktoren annehmen. In der jeweiligen Milieukonstellation der Objektträgerkulturen verweilt das Versuchstier nur je einen Tag und vermag sich daher Einflüssen, die durch das Glas oder Futter in der Lösung wirksam werden, nicht wie in den Schalen der B-Serie anzupassen und unterliegt ihnen daher viel leichter. Daher summieren sich die Schädigungen unter Umständen, so daß die nächstfolgende vielleicht nur ganz geringfügige Schädigung schon wieder einen deutlichen Effekt hat. Für die ganz überragende Bedeutung des Glasfaktores sprechen außerdem die überaus häufigen Fälle, in denen von den acht Parallellinien der Serie A jeweils zwei in ein und demselben Objektträger befindliche in ihrem Verhalten genau übereinstimmen (siehe Protokollprobe, Textfig. 15). Sie läßt sich aber gelegentlich auch in noch eindeutigerer Weise demonstrieren. Öfters habe ich verdächtige Objektträger, d. h. solche, in den Depressionen ohne ersichtliche Ursache isoliert auftraten, markiert, und es zeigte sich bei deren Wiederverwendung, daß der Verdacht oft sehr gerechtfertigt war. Als Beispiel diene der Ausschnitt aus dem Protokoll der Serie A (Textfig. 7): Während die 6 ersten Linien in „harmlosen“ Objektträgern gezüchtet wurden, verwendete ich für die beiden letzten, zwei als verdächtig markierte Objektträger. In diesen beiden letzteren kam es nun immer zu Depression und Degeneration, auch wenn, wie aus dem Protokoll ersichtlich, die abgestorbenen Individuen immer wieder durch gesunde Schwestertiere der anderen Einzellinien ersetzt wurden.

3. Die Depression konnte in den meisten Fällen durch Beseitigung des verdächtigen Faktors mit einem Schlage behoben werden (Textfig. 4—6), was unter der Annahme ihrer rein äußerlichen Bedingtheit ohne weiteres verständlich ist. Betrachtet man die Depressionen aber als Manifestation von rhythmischen Reorgani-

Digitized by Google

sationsvorgängen, so müßte man diese „über Nacht“ erfolgende Rückkehr zur normalen Lebenstätigkeit als eine Unterbrechung dieses Reorganisationsvorganges ansehen, der, an sich schon erstaunlich, auf die Dauer wiederholt aber kaum von günstiger Wirkung sein dürfte.

4. Ich konnte feststellen, daß in sehr vielen Fällen gleichzeitig mit den Depressionen in den Serien des Hauptversuchs auch bei Klonen gleicher Abstammung, die aber verschiedenen geschlechtlichen Generationen angehörten (Textfig. 16), ferner bei anderen *Actinophrys*-Stämmen von verschiedenen Fundorten und schließlich bei ganz anderen Organismen ebenfalls Depressionen auftraten, wenn die betreffenden Kulturbedingungen mit denen des Hauptversuchs übereinstimmten. Eine solche Koinzidenz hat schon JOLLOS (1916) bei *Paramaecium* für dieselbe Argumentation ausgenützt: Er fand, daß die Zeitpunkte, in denen die Parthenogenese bei einer Reihe von Klonen auftritt, die zwar die gleiche Abstammung, aber nicht gleiche Vorgeschichte haben (d. h. ihre jeweils letzte Parthenogenese zu verschiedenen Zeiten absolviert hatten) bei zunehmender Dauer des Versuchs einander immer näherrücken und schließlich zusammenfallen. Dieser Befund mahnt aber gleichzeitig auch zur Vorsicht. Denn da die maßgebende Wirkung innerer Faktoren (also das physiologische Altern des Makronucleus) für den Ein-



Textfig. 7.

Textfig. 7. Protokollprobe der A-Serie des Hauptversuchs. In den stark eingerahmten Teil wurden abwechselnd zwei „giftige“ Objektträger (a und b) verwendet.

tritt der Parthenogenese der Ciliaten nahezu für erwiesen betrachtet werden muß, so kann diese Angleichung der Rhythmen bei ein und demselben Stamm eventuell durch Beteiligung äußerer Faktoren genügend erklärt werden. Allerdings wenn diese „Angleichung" wie in unserem Fall plötzlich, wenige Tage nach Beginn des Versuchs eine nahezu vollständige wird, dann klingt diese Erklärung schon etwas gezwungen. Die „Beteiligung" von Außenfaktoren, die es bewirken kann, daß bei drei Linien die Depressionen 5, 3 und 1 Woche nach der jeweils letzten Kopulation zum erstenmale an ein und demselben Tag eintritt, muß dann schon eine ganz gewaltige sein.

Wie aber, wenn Depressionen gleichzeitig auftreten: bei *Actinophrys*-Stämmen verschiedenster Provenienz, bei *Actinosphaerium eichhorni*, zwei großen Süßwasseramöben, *Clathrulina elegans*, *Centropyxis aculeata*, *Stylonychia* sp., *Stentor polymorphus* und mirabile dictu, bei *Chaetogaster diastrophus* und *Nais elinguis*? Der Standpunkt der Verjüngungshypothese wäre dann nur durch die Annahme zu retten, daß alle diese Organismen ungefähr dieselbe innere Rhythmik haben; wobei zu bedenken ist, daß die Annahme des allgemeinen Vorkommens innerlich bedingter rhythmischer Reorganisationsprozesse bei allen Organismen eine Verallgemeinerung der an Infusorien erhobenen Befunde ist, deren Berechtigung weiter unten erst zu prüfen sein wird. Und gerade die Beobachtungen an Infusorien zeigen, in wie verschiedenen Intervallen die Rhythmik der Reorganisationsprozesse bei verschiedenen Formen verläuft.

Wäre es angesichts dieses sonderbaren Tatbestandes nicht viel einfacher zu sagen: da bei *Actinophrys* nicht die geringsten cytologischen Anhaltspunkte für ein Vorkommen von Reorganisationsprozessen im Depressionsstadium vorliegen [1]), hingegen die Depressionen jederzeit durch Änderung von Umweltsfaktoren, deren Wirksamkeit in der Kultur wahrscheinlich gemacht werden konnte, ausgelöst resp. auf umgekehrtem Wege sofort beseitigt werden können, und da schließlich die spontan in den *Actinophrys*-Kulturen auftretenden Depressionen fast immer mit Depressionen in Kulturen anderer *Actinophrys*-Stämme und anderer unter den gleichen Kulturbedingungen stehender Organismen zusammenfallen, so ist es mehr als wahrscheinlich, daß in jedem Fall die Depressionen bei *Actinophrys* nichts anderes darstellen, als eine Reak-

[1]) Außerdem kennen wir bei *Actinophrys* keine einzige Struktur, deren Morphogenese es gestattet, ihr ein physiologisches Altern zu vindizieren.

Digitized by Google

tion des Organismus auf Schädigungen, die durch Änderung bestimmter Umweltfaktoren zustande kommen.

Die Richtigkeit dieser Behauptung glaube ich durch die oben mitgeteilten Tatsachen hinlänglich wahrscheinlich gemacht zu haben.

Anhangsweise sei noch die wahrscheinliche Art dieser Schädigung kurz erörtert. Das Primäre scheint nach dem Vorangegangenen und nach der ziemlich weitgehenden Übereinstimmung der Depressionsstadien mit den Anfangsstadien der Befruchtung die Hemmung der Nahrungsaufnahme, also eine Beeinflussung der normalen Ectoplasmafunktionen zu sein. Zweierlei weist darauf hin: Einerseits die Beobachtungen von Koltzoff und anderen, welche die weitgehende Beeinflussung der Fähigkeit für Nahrungsaufnahme durch Außenfaktoren bei Infusorien zeigen, andererseits die mangelnde Fähigkeit der in Depression befindlichen *Actinophrys*-Individuen, sich an eine Unterlage anzuheften.

5. Die experimentelle Auslösung des Befruchtungsvorgangs.

Wenn man in ein Kulturgefäß einige Individuen von *Actinophrys* und eine genügende Menge Futter bringt und diese Kultur dann sich selbst überläßt, so tritt in ihr nach einer mehr oder weniger langen Periode agamer Vermehrung früher oder später bei einem variablen Prozentsatz der Tiere der Befruchtungsvorgang ein. Dieser Versuch kann beliebig oft und jederzeit angestellt werden und zeigt in Verbindung mit dem Hauptversuch, daß die Befruchtung bei *Actinophrys sol* durch Setzung einer bestimmten Konstellation der äußeren Lebensbedingungen jederzeit vollkommen willkürlich ausgelöst werden kann.

Der Versuch gelingt in jeder für die Kultur tauglichen Flüssigkeit (Knop'sche Nährlösung in den Konzentrationen 0,15—0,01 %, Benecke-Lösung 0,01 %, Teichwasser) bei Verwendung jeglicher Art von Kulturgefäßen und bei jeder Art von Fütterung, die bei genügender Ernährung keine allzureiche Bakterienentwicklung zur Folge hat. Voraussetzung für sein Gelingen ist nur die Verwendung lebenskräftiger Tiere und einwandfreier Kulturbedingungen zu Beginn des Versuchs. Das heißt in Kulturen, in denen bald oder gleich nachdem sie angesetzt worden sind, Depression eintritt, kann die Befruchtung zwar immer noch erfolgen, aber erst wenn sich die Tiere erholt haben; hält die Depression an, so stirbt die Kultur ab, ohne zu kopulieren.

Digitized by Google

In der Zeit vom September 1921 bis Ende 1923 wurden rund 2500 solcher Versuche angestellt [1]). Die Zahl der Mißerfolge betrug rund 150, also 6,5 %. Sie traten fast stets im Gefolge von Depressionen auf.

Die Länge der Zeit, die vom Tag der Anlage der Kultur bis zu dem Tag, an dem die Befruchtung beginnt, verstreicht, ist im allgemeinen umgekehrt proportional a) der Menge der anfangs in die Kultur gebrachten Tiere, b) der Teilungsrate und c) der Temperatur (Optimum 20—21° C). Sie ist direkt proportional a) der Futtermenge und b) dem Volumen der Kulturflüssigkeit. Bei Massenkulturen [2]) in Boverischalen (Knop 0,05 %, *Gonium pectorale*) schwankt diese Zeit zwischen 8 und 14 Tagen. Herrscht zu Anfang des Versuchs Depression, so dauert es unter Umständen viel länger.

Niemals tritt die Befruchtung bei allen Tieren einer Kultur gleichzeitig auf. Sie beginnt an einer bestimmten Stelle des Gefäßes und breitet sich von da aus. Früher oder später — im Durchschnitt in längstens einer Woche nach Beginn der Befruchtung — sind dann in der Kultur alle Tiere in Zygoten umgewandelt, zwischen denen gelegentlich eine meist recht geringe Zahl „resistenter“ Individuen ihr Dasein fristet. Praktisch kann aber die Zahl der zur Kopulation gezwungenen Tiere mit 100 % angegeben werden.

Schon oben wurde gesagt, daß der Versuch jederzeit angestellt werden kann; es ist vollkommen gleichgültig, wieviel agame Teilungen die betreffende Linie seit dem Ausschlüpfen aus der Zygote hinter sich gebracht hat. Setzt man gleichzeitig Kulturen von 10 verschiedenen Generationen an, denen jede von der anderen um ca. 25 Teilungsschritte entfernt ist, so tritt die Befruchtung in allen Kulturen nahezu gleichzeitig ein (Textfig. 17).

Ja, man kann sogar durch eine geeignete Versuchsanordnung [3]) Individuen, die seit dem Ausschlüpfen aus der Zygote sich überhaupt

---

[1]) Davon der größte Teil mit dem Hauptversuchsstamm „AII“ (Berlin, Zoologischer Garten) die übrigen mit vier anderen Stämmen: „A III“ (Hundekehlensee), „A IV“ (Berlin, Tiergarten), „A V“ (Tümpel am Forsthaus Dahlem), „A VI“ (Botanischer Garten Wien).

[2]) Im folgenden sind, wenn nicht ausdrücklich anders angegeben, immer solche Kulturen gemeint.

[3]) Zu diesem Zweck vereinigt man eine möglichst große Zahl frisch geschlüpfter Keimlinge in einem Objektträgerausschliff und fügt gerade so viel Futter zu, wie zur Erreichung der Normalgröße nötig ist, aber nicht mehr, da sonst sofort automatisch die erste Teilung erfolgt. Hat man die Proportionen zwischen Futter, Individuenzahl und Menge der Kulturflüssigkeit richtig abgestimmt, so kann man auf zweierlei Weise beweisen, daß die nunmehr in dieser Kultur kopulierenden Individuen


Digitized by Google

noch nicht geteilt haben, zur Befruchtung zwingen. Auf diese Tatsache ist deshalb Gewicht zu legen, weil sie in eindeutiger Weise zeigt, daß die erfolgreiche Auslösung des Befruchtungsvorgangs von keinerlei inneren Bedingungen, die durch irgendeine Mindestzahl von Teilungsschritten induziert werden, abhängt.

Fragt man andererseits nach dem Zeitpunkt, in dem der Eintritt der Befruchtung durch Rückversetzen der Tiere in frische Kulturlösung noch hintangehalten werden kann, so lautet die Antwort: solange im Kern noch keinerlei Anzeichen einer Spirembildung (für die progame Teilung) sichtbar sind. Solange dies noch nicht der Fall ist, kann das betreffende Individuum, auch wenn es sich 48 Stunden und noch länger nicht geteilt hat, keine Nahrung mehr aufnimmt und sich aller Nahrungsreste entledigt hat, somit alle sonstigen Anzeichen eines bevorstehenden Kopulationsaktes vorhanden sind, stets durch Übertragung in ein frisches Kulturmedium zur agamen Vermehrung angeregt werden. Ist hingegen einmal das einzige im Leben sichtbare Kriterium des Beginns der progamen Teilung, nämlich die scharfe Abgrenzung des Entoplasmas vom Ectoplasma, in Erscheinung getreten, dann nutzen alle Bemühungen. die vegetative Teilung wieder einzuleiten, nichts, auch wenn die Pseudopodien zu dieser Zeit noch nicht eingezogen worden sind; die Befruchtung nimmt dann unaufhaltsam ihren Lauf.

Diese Tatsachen bilden wohl hinlängliche Prämissen für den Schluß, daß in diesem Versuch die Befruchtung durch irgendwelche Änderungen des Kulturmilieus, die von einem bestimmten Zeitpunkt an wirksam werden, verursacht wird. Daß sich im Kulturmilieu einer solchen 10 Tage alten Kultur etwas geändert hat, ist nicht schwer festzustellen: 1. ist die Zahl der Futterflagellaten stark reduziert; 2. ist die Reaktion der Nährlösung etwas nach der Alkalinität hin verschoben. (Frische KNOP-Lösung hat eine P_H von 5,8—6,2,

---

tatsächlich in der Zeitspanne zwischen Ausschlüpfen und Eintritt der Befruchtung ungeteilt geblieben sind: a) man zählt die Menge der in die Kultur gebrachten Keimlinge genau ab und stellt nach erfolgter Befruchtung die Zahl der Zygoten fest. Stimmen beide Zahlen überein, dann ist der gewünschte Beweis erbracht. (Ob außerdem Tiere absterben, läßt sich leicht durch öftere Kontrolle feststellen.) b) Man legt neben diesem Versuch einige Kontrollserien an, in denen in je einem Objektträgerausschliff je ein gleichaltriger Keimling bei sonst gleichen Kulturbedingungen gehalten wird. Tritt die Befruchtung in den Versuch noch früher ein, bevor sich in den Kontrollserien die Tiere zum erstenmal geteilt haben, so ist ebenfalls der Beweis für die Richtigkeit der obigen Behauptung erbracht.

Digitized by Google

ist also sauer; in alten Kulturen beträgt die P_H 7,0—7,6 [1]).) Weitere Veränderungen sind zwar nicht so leicht feststellbar, dürfen aber berechtigterweise angenommen werden. Die Konzentration der Abbauprodukte des Stoffwechsels der Heliozoen wird wohl in einer alten Kultur eine viel höhere sein, als in einer frisch angelegten, insbesondere dürfte der Partialdruck der Kohlensäure im Zusammenhang mit der starken Abnahme der Futterflagellaten zugenommen haben.

Ein einfacher Versuch zeigt nun auch, daß dieses veränderte Kulturmilieu tatsächlich den Eintritt der Befruchtung veranlassen kann: Filtriert man die Lösung aus einer alten Kultur und setzt eine beliebige Anzahl von Tieren dazu, die einer jungen Kultur entnommen sind, also auf der Höhe ihrer Teilungstätigkeit stehen, hinein, so beginnt nach 24—36 Std. bei nahezu allen die progame Teilung.

Welcher der oben angegebenen Faktoren, deren Anwesenheit in alter Kulturlösung angenommen werden darf, ist nun der für die Auslösung der Befruchtung maßgebende. Ist es ein einziger oder müssen mehrere zusammenwirken?

1. Die Wasserstoffionenkonzentration kann zuallererst als belanglos ausscheiden; die vegetative Vermehrung geht in alkalisch (durch ein Puffergemisch) gemachter Nährlösung genau so gut von statten wie in gewöhnlicher KNOP-Lösung. Umgekehrt zeigen die weiter unten mitgeteilten Versuche, daß die Befruchtung auch in saurer Lösung völlig normal verläuft.

2. Als nächster Faktor kommen die nicht gasförmigen Stoffwechselendprodukte sowohl der Flagellaten wie auch der Heliozoen in Betracht. Für sich allein sind auch sie unwirksam. Nimmt man nämlich alte Kulturflüssigkeit und filtriert sie, so kann man darin *Actinophrys* zu lebhafter Vermehrung bringen, wenn man Futter zusetzt. Man kann diesen Versuch auch so variieren, daß man in eine Kultur, in der die Tiere kurz vor Eintritt der Befruchtung stehen, frische Futterflagellaten bringt; die vegetative Vermehrung setzt dann sofort ein, und der Beginn der Befruchtung wird dann um mehrere Tage hinausgeschoben. Wiederholt man jedoch diesen Eingriff, versucht man also in ein und derselben Kultur mehrere Male hintereinander durch rechtzeitigen Futterzusatz den Eintritt der Befruch-

[1]) Kolorimetrisch mit dem LEITZ'schen Komparator nach L. MICHAELIS gemessen. (Indikatoren: m Nitrophenol, p Nitrophenol, γ Dinitrophenol und α Dinitrophenol).


Digitized by Google

tung zu verhindern, so hat man zwar darin Erfolg, aber schon nach der dritten Fütterung beginnt ein plötzliches Sterben der Tiere, dem binnen 12—24 Stunden die ganzen Insassen einer Kultur zum Opfer fallen. Für diesen plötzlichen Tod kann man wohl mit Recht die Stoffwechselendprodukte der Heliozoen verantwortlich machen.

Man könnte nun vielleicht die Wirksamkeit des neuerlichen Futterzusatzes so interpretieren, daß man sagt: die Flagellaten entfernen einen oder mehrere Stoffe, die den Eintritt der Befruchtung verursachen, durch ihre Lebenstätigkeit oder Anwesenheit. Dieser Einwand ist leicht zu widerlegen. Man gibt zu einer alten Kulturlösung eine dichte Aufschwemmung von Gonium, läßt das ganze 24 Stunden stehen, filtriert oder zentrifugiert und gibt lebenskräftige Heliozoen ohne Futter hinein: Die Lösung erweist sich trotzdem als wirksam, die Kopulation tritt ebenso nach 24 Stunden ein, wie in der unbehandelten alten Kulturlösung.

3. Die äußerst mühselige Prüfung der letzten in Betracht kommenden Faktoren, nämlich des Kohlensäure- und Sauerstoffpartialdrucks[1]) konnte ich mir ersparen, weil die Prüfung des letzten Faktors ein positives Ergebnis hatte.

4. Dieser letzte Faktor ist der Hunger. Seine Wirksamkeit hat sich schon in den sub 2 angeführten Versuchen gezeigt. Sie kann aber noch einfacher demonstriert werden. Ob man die Tiere in frischer oder alter, in saurer oder alkalischer Kulturlösung hungern läßt, ist ganz gleich; die Befruchtung tritt stets nach 24—36 Stunden ein und zwar nahezu gleichzeitig bei fast allen Tieren des Versuchs. Man kann die Mitwirkung von Stoffwechselendprodukten noch dadurch ganz ausschließen, daß man die Lösung, in der die Tiere ausgehungert werden, alle 6 Stunden erneuert. Auch dann bleibt das Resultat dasselbe.

Daß der Hunger nicht nur in diesem Versuch, sondern auch in den sich selbst überlassenen Kulturen der die Befruchtung auslösende Faktor ist, kann auf zweierlei Weise gezeigt werden. 1. Durch folgenden Versuch: von zwei Serien von Kulturschalen enthält die eine 10 ccm, die andere 2 ccm Knop-Lösung. In jede Schale kommt das gleiche Quantum einer *Gonium*-Aufschwemmung,

---

[1]) Einige — allerdings nicht exakte Versuche zeigen auch die Irrelevanz dieser Faktoren: einerseits gelingt die Auslösung der Befruchtung durch Hunger auch in frischer mit Luft geschüttelter Nährlösung, andererseits geht die vegetative Vermehrung von *Actinophrys* auch bei dauernder Verdunkelung (also bei sistierter CO_2-Assimilation der Gonien) ungestört weiter; nur muß man in diesem Fall Lösung und Futter täglich wechseln, da die Flagellaten bald absterben.



die vor der Entnahme gut durchgeschüttelt wurde, also in der Raumeinheit die gleiche Zahl von Flagellaten enthält. Und schließlich werden in jede Schale 50 *Actinophrys*-Individuen hineingesetzt. Eine vollkommen gleichmäßige Ausnutzung des Futters wird dadurch gewährleistet, daß die Schalen auf der Drehscheibe eines Klinostaten stehen, so daß sich die Flagellaten nirgends phototaktisch ansammeln und dem Gefressenwerden entziehen können. Die Produktion der Stoffwechselendprodukte muß nun in beiden Serien denselben absoluten Wert liefern. Ihre Konzentration ist jedoch in der zweiten Serie fünfmal so groß wie in der ersten; sind also die Stoffwechselendprodukte der auslösende Faktor, so muß in der zweiten Serie die Befruchtung früher eintreten. Ist es aber der Hunger, so muß in beiden Serien die Befruchtung gleichzeitig eintreten, weil dann das gleiche Nahrungsquantum [1]) in annähernd der gleichen Zeit aufgezehrt wird. Dies letztere ist nun tatsächlich das Ergebnis des Versuches.

Zweitens spricht für die auslösende Wirkung des Hungers das eigenartige zonenweise Vorrücken der Befruchtung in den sich selbst überlassenen Kulturen. In so einer Kultur sammeln sich die Flagellaten stets an dem der Lichtquelle zugekehrten [2]) Rand des Gefäßes möglichst nahe der Flüssigkeitsoberfläche an. Läßt man nun die Schale ruhig stehen, so ist nach beispielsweise 9 Tagen in der Nähe des Lichtrandes noch alles in asexueller Vermehrung begriffen, während in dem dem Licht abgekehrten Teile der Schale schon die ersten Vorbereitungen zur Befruchtung getroffen werden. Dreht man jetzt die Schale um 180°, so ist am nächsten Tag an dieser letzteren Stelle alles wieder rückgängig gemacht, d. h. es hat bei allen Tieren, die sich noch nicht zur progamen Teilung angeschickt haben, die Vermehrung wieder eingesetzt. Am übernächsten Tage hat sich das Bild verkehrt, am nunmehrigen Licht-

[1]) Es darf kein zu großes sein, sonst degenerieren die Tiere in der 2 ccm-Serie. Dies ist überhaupt ein noch ungeklärter Punkt: Eine zu große Konzentration von *Gonium* wirkt auf *Actinophrys* schädigend. Selbst in den Kulturen, in denen das Verhältnis der Futterflagellaten zu der Zahl der Heliozoen gut abgestimmt ist, meiden letztere die Stellen dichtester Gonium-Ansammlung, das ist der der Lichtquelle zugekehrte Rand der Schale. Und eine Kultur, in der infolge zu großen Überwiegens der Gonien Depression eingetreten ist, oder in der infolge anfänglicher Depression die Flagellaten nicht genügend dezimiert wurden und das Übergewicht erlangten (sie vermehren sich ja in der Kultur weiter), kann oft dadurch gerettet werden, daß man den größten Teil der Flagellaten entfernt.

[2]) Dies gilt für *Gonium*; *Chlorogonium* macht es gerade umgekehrt, geht also zu dem der Lichtquelle abgewendeten Rand der Kulturschale.

Digitized by Google

rand herrscht die asexuelle Vermehrung vor und weiter rückwärts beginnt die Befruchtung und schreitet, wenn man die Kultur von nun an in Ruhe läßt, in der Richtung auf den Lichtrand vor. Das Drehen der Schale hat mit anderen Worten einen ähnlichen Effekt wie neuer Futterzusatz; ist die Anzahl der noch freibeweglichen Flagellaten schon zu gering, um noch allen Heliozoen der Kultur eine Mahlzeit liefern zu können, so hilft alles Drehen nichts, die Befruchtung nimmt ihren Verlauf, und nur am Lichtrand selbst hält die asexuelle Vermehrung an, solange noch Gonien da sind. Die Photographienserie der Tafel 15 zeigt die einzelnen Zonen ein und derselben Kultur 9 Tage nach deren Anlage. Wir sehen in der nächsten Umgebung des Lichtrandes (Fig. 11) lauter Teilungsstadien, weiter rückwärts allmähliche Sistierung von Teilung und Nahrungsaufnahme (Fig. 12), in der Schalenmitte die Anfänge der progamen Teilung (Fig. 13), weiter rückwärts deren Endstadium und reifende Gameten (Fig. 14), noch etwas weiter junge Zygoten (Fig. 15) und ganz hinten fertige Cysten (Fig. 16). Parallel mit diesem Vorrücken der Befruchtung geht bis zur Photographie 13 eine Verminderung der Zahl der *Gonium*-Kolonien; der Zusammenhang zwischen Nahrungsmangel und Eintritt der Befruchtung ist wohl eklatant. Gelöste Stoffe für diesen verantwortlich zu machen, ist wohl nicht gut möglich, da deren Diffusionsgeschwindigkeit das zonare Vorrücken der Befruchtung unverständlich machen würde, welches in der positiven Phototaxis der Futterflagellaten bei Annahme der auslösenden Wirkung des Hungers eine ganz einfache Erklärung findet.

Nunmehr wird es auch verständlich, weshalb in vielen Kulturen zwischen den Befruchtungsstadien eine kleine Zahl „resistenter" Individuen vorkommt; es sind nicht etwa Tiere, auf welche der die Befruchtung auslösende Faktor keine Wirkung ausübt (etwa vergleichbar den „non conjugating races" von *Paramaecium*), sondern in der überwiegenden Mehrzahl sind es wohl Individuen, denen es immer wieder rechtzeitig gelungen ist, der einen oder anderen sich herumtreibenden *Gonium*-Kolonie habhaft zu werden. Denn: isoliert man so ein resistentes Tier, so liefert es normal copulierende Nachkommenschaft. Je älter die Kulturen sind, desto geringer ist die Zahl dieser resistenten Tiere und meistens sind sie 6 Wochen nach Anlage der Kultur völlig verschwunden. Allerdings ist hier zu bemerken, daß es einesteils tatsächlich resistente Tiere gibt, die allmählich verhungern, ohne sich durch Befruchtung zu „retten"; sie schrumpfen immer mehr zusammen und lösen sich schließlich in bekannter Weise auf. Die Tatsache jedoch, daß es mir noch nie

Digitized by Google

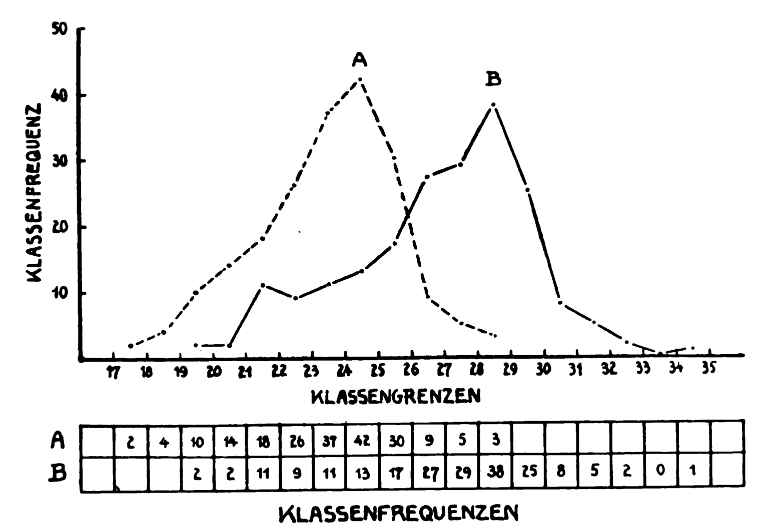
gelungen ist, aus einem solchen resistenten Tier einen resistenten Stamm zu züchten, obwohl ich an die 120 solcher Tiere aus allen möglichen Kulturen isoliert und weiter kultiviert habe, läßt den Schluß zu, daß es sich nicht um eine erbliche Abänderung, sondern um einen individuellen Defekt handelt; sehr selten kam es auch vor, daß alle Individuen einer Kultur derart resistent blieben, allerdings war das stets nach einer starken allgemeinen Depression der Fall. Andererseits gibt es auch ganze Stämme (also Klone), die insofern resistent sind, als sie entweder bei Hunger nur in sehr geringen Prozentsätzen oder abnorm copulieren. Von der letzten Art war der Stamm „A I" (Berlin, Zoologischer Garten), mit dem ich deshalb von November 1919 bis zum Sommer 1920 erfolglos experimentierte. Die Befruchtung trat hier unter denselben Bedingungen ein, wie bei allen anderen Stämmen, verlief aber von der Interkinese ab abnorm und ging fast nie über das Ende der 2. Reifungsteilung hinaus. Im Herbst 1920 hatte dieser Stamm auch diese Fähigkeit eingebüßt: die Tiere starben schon während der progamen Teilung. Normale Zygoten wurden nie gebildet; der Stamm starb übrigens im August 1922 ab. Ein anderer Stamm, „A III" lieferte zwar normale Zygoten, aber nur in einem Prozentsatz von 0,5 bis 2 % (verglichen mit der Zahl der Tiere, die nach Sistierung der Teilung und Nahrungsaufnahme in der Kultur vorhanden waren). Der Rest ging stets, oft erst viele Wochen nach Anlage der Kultur, unter typischen Hungeratrophieerscheinungen zugrunde. Diese Eigenschaft erwies sich als erblich, denn die drei sexuellen Generationen, die ich von diesem Stamm zog, wiesen ungefähr dieselben Prozentsätze von Zygoten auf. Über die Bedingungen der Entstehung solcher abnormer Stämme weiß ich nichts zu sagen. Sie scheinen (nach R. Hertwig) auch bei *Actinosphaerium* vorzukommen.

Umgekehrt kommt es aber auch bei normalen Stämmen gelegentlich vor, daß die Befruchtung eintritt, obwohl noch reichlich Futter vorhanden ist. Da auch diese Erscheinung nur im Gefolge einer anfänglichen starken Depression auftrat, ist die Annahme berechtigt, daß auch hier der Hunger das eigentlich auslösende Moment ist, nur daß er nicht durch Nahrungsmangel, sondern durch gehemmte Möglichkeit der Nahrungsaufnahme effektuiert wird.

Ein Vergleich, der durch bloßes Hungern in frischen Nährungslösungen erzielten Cysten mit den in sich selbst überlassenen Kulturen gebildeten zeigt aber Unterschiede, die die Frage nötig machen, ob nicht doch die drei für die Auslösung der Befruchtung als unwirksam befundenen Faktoren an deren Verlauf in irgend-

Digitized by Google

einer Weise beteiligt sind. Die auf natürlichem Weg in langsam alternden Kulturen entstandenen Cysten sind nämlich durchwegs etwas größer und vor allem lebenskräftiger als die im „schnellen Verfahren“ gebildeten (Textfig. 8). Verantwortlich sind dafür die Stoffwechselendprodukte zu machen. Und zwar wirken sie in der Richtung auf die kurz vor der Befruchtung stehenden Tiere ein, daß durch ihre Anwesenheit (wobei eine gewisse Konzentration nicht überschritten werden darf; s. o.) die Teilung gehemmt und das Wachstum, speziell die Fettspeicherung gefördert wird; das Resultat sind relativ große Cysten mit reichem Fettgehalt. Je allmählicher



Textfig. 8. Variabilitätskurve der Cystendurchmesser des Stammes A II aus einer an Stoffwechselendprodukten armen (A) und aus einer an Stoffwechselendprodukten reichen Kultur (B). Gesamtzahl jeder Population: 200. Klassenspielraum: 1 mm oder 1,15 μ Mittelwerte: 26,95 $\mu \pm 0,18$ (gebrochene Kurve) und 30,82 $\mu \pm 0,23$ (ausgezogene Kurve). Spielraum der Mittelwerte: 26,41—27,49 μ (unterbrochene Kurve) und 30,13—31,51 μ (ausgezogene Kurve).

diese Einwirkung ist, desto günstiger ist das Ergebnis. Bewiesen kann diese Wirksamkeit der Stoffwechselprodukte (die Wasserstoffionenkonzentration ist durch Versuche mit gepufferten Lösungen leicht als belanglos zu erkennen) auf zweierlei Weise werden: a) durch Zucht von Tieren in alten Kulturlösungen, b) durch neuerliche Fütterung alter Kulturen, die bei der Anlage nur schwach gefüttert waren und knapp vor der Befruchtung stehen (also in einer an Stoffwechselendprodukten armen Flüssigkeit hungern). Die Resultate sind durchaus eindeutig. In welcher Weise aber

Digitized by Google

diese Wachstumsförderung eigentlich die Vitalität der fertigen Cysten beeinflußt, ist natürlich schwer zu sagen. Die Versuche stehen auch durchaus im Einklang mit den an anderen Protozoen gemachten Erfahrungen, nach denen Stoffwechselendprodukte teilungshemmend wirken.

Nunmehr ist es auch verständlich, weshalb der geplante Versuch, eine Reihe aufeinanderfolgender Befruchtungen ohne dazwischengeschaltete Teilungen herzustellen, mißlang; man kann eben die Einwirkung der Stoffwechselendprodukte nie genügend allmählich gestalten, weil sonst die Tiere anfangen würden, sich zu teilen, und man erzielt daher nur relativ schwächliche Cysten. Die ungünstige Einwirkung des Glases der hohlgeschliffenen Objektträger (nur in solchen kann der Versuch überhaupt angestellt werden), kommt noch dazu.

Es ist dies nicht der erste Fall, in dem die Abhängigkeit des Eintritts der Befruchtung von äußeren Faktoren bei tierischen Protisten nachgewiesen wurde; wenn wir von allen Fällen absehen, in denen die Auslösung der Befruchtung nicht jederzeit und nur in einem geringen Prozentsatz der Versuche gelungen ist, so bleiben nur *Uroleptus mobilis* (Calkins) und *Amoeba diploidea* (Hartmannu u. Nägler) übrig, denen sich neuerdings *Glaucoma scintillans* (Chatton) hinzugesellt hat. Bei den beiden ersten Formen wird die Befruchtung ebenso ausgelöst wie bei *Actinophrys*, also durch Belassen der Tiere in einem allmählich alternden Kulturmilieu. In beiden Fällen wurde aber bisher kein einzelner Faktor als wirksam isoliert. Andererseits wurde der Hunger schon oft als auslösender Faktor bezeichnet, speziell von R. Hertwig, Popoff, Jenning's und anderen, doch konnte kein eindeutiger Beweis für seine alleinige Wirksamkeit erbracht werden, da unbekannte Konstellationsbedingungen, die Hertwig als sexuelle Stimmung bezeichnet, noch hinzutreten müssen, damit der Hunger wirksam wird. Die wenigen Versuche, die ich an *Actinosphaerium* bisher habe anstellen können, scheinen die Befunde Hertwig's in dieser Richtung zu bestätigen; in den Hungerkulturen encystiert sich meist nur ein gewisser nicht sehr hoher Prozentsatz dieser Tiere.[1])

[1]) Anmerkung bei der Korrektur: Inzwischen hat sich gezeigt, daß sich *Actinosphaerium* doch genau so verhält wie *Actinophrys*, d. h. daß bei geeigneter Kulturmethode der Hunger bei sämtlichen Individuen einer Kultur den Eintritt der Befruchtung verursacht. Die Versuche zeigten auch, daß dazu bei *Actinosphaerium* eine „sexuelle Stimmung“ sowenig vonnöten ist, als bei *Actinophrys*.


Digitized by Google

Das einzig Neue an diesen mitgeteilten Versuchsergebnissen ist 1. die Verbindung der willkürlichen Auslösung der Befruchtung zu jeder Zeit (also der Nachweis, daß keine „Stimmung“ nötig ist) mit dem Hauptversuch (der dauernd agamen Züchtung) und 2. die Isolierung eines einzigen Faktors, der an sich für die Auslösung genügt und dessen gelegentliches Inkrafttreten auch in der freien Natur füglich angenommen werden darf. Und schließlich sind diese Versuche auch nur neu, soweit sie an einem tierischen Organismus gemacht wurden. Bei Pflanzen wurde all dies von Klebs schon längst und zum Teil viel einleuchtender demonstriert.

Der Wunsch, die kausale Bedingtheit ein und desselben Vorgangs bei verschiedenen Organismen möglichst einheitlich zu erfassen, ist begreiflich. Wenn wir das für unseren Fall versuchen, so müssen wir uns bewußt sein, daß wir auch nach der Ermittlung eines wirksamen Faktors von der Ordnung, wie es der Hunger ist, eigentlich noch gar nichts wissen.

Die Hertwig'schen Versuchsresultate schließen sich meinen ohne weiteres an; auch für *Uroleptus mobilis* und *Amoeba diploidea* wird man vorläufig den wirksamen Faktor in der alternden Kultur als Hunger bei gleichzeitiger Einwirkung von Stoffwechselprodukten mutmaßlich bezeichnen dürfen. Für Pflanzen kommt Klebs 1903 zu dem Resultat: „Im allgemeinen wird das Wachstum (= agame Vermehrung B.) durch die Gesamtheit alles dessen erregt, was als günstige Ernährung zu bezeichnen ist, während für die Veranlassung des Fortpflanzungsprozesses (= Befruchtung oder Sporenbildung B.) eine Einschränkung und Veränderung der Ernährung charakteristisch ist.“ Die Befunde von Prandtl an *Didinium nasutum* (Auslösung durch plötzliche Temperatursteigerung) von Enriques und Zweibaum über die auslösende Wirkung bestimmter Salze für die Conjugation bei Ciliaten, denen sich in neuester Zeit die von E. und M. Chatton anschließen, scheinen eine hingegen ganz neue Seite des ganzen Problems aufzudecken. Die Versuche des Ehepaars Chatton erscheinen gegenüber denen ihrer Vorgänger als ein Fortschritt, weil in ihnen die Conjugation bei *Glaucoma scintillans* jederzeit durch Behandlung mit 0,1—2 $^0/_0$ iger Lösung von Calciumchlorid ausgelöst werden kann. Natürlich kann man sich auch in allen diesen Fällen helfen, indem man sagt, daß diese Faktoren zunächst die Nahrungsaufnahme sistieren oder beeinträchtigen und damit wäre wieder der Hunger letzten Endes das wirksamste. Allerdings wäre dann erst die Wirksamkeit bloßen Hungers ohne Salzbehandlung erst zu beweisen. Und schließlich: solange wir nicht in Kenntnis prinzipieller

Digitized by Google

Feststellungen über die Wirkung des Hungers auf das Protoplasma sind, bleibt jede weitere Spekulation müßig; es geschah nur einer gewissen Abrundung zuliebe, wenn die bisherigen Befunde anderer Forscher in diese Betrachtung aufgenommen wurden.

Zusammenfassend kann also gesagt werden: Aus dem Ergebnis des Hauptversuchs, nämlich, daß bei dauernder näherungsweiser Gleichmäßigkeit eines geeigneten Kulturmilieus die Befruchtung nicht von selbst eintritt, folgt mit zwingender Notwendigkeit,[1]) daß der Eintritt der Befruchtung bei *Actinophrys sol*[2]) nur auf die Änderung irgendeiner Komponente dieses Milieus als Reaktion erfolgt, daß also, mit anderen Worten, die Befruchtung rein äußerlich bedingt ist. Als auslösender Reiz wurde Hunger, also Sistierung des assimilatorischen Stoffwechsels festgestellt, die Anwesenheit von Stoffwechselendprodukten bewirkt Teilungshemmung und Wachstumsförderung der vor der Befruchtung stehenden Tiere und begünstigt die Bildung von kräftigen reservestoffreichen Zygoten.

6. Die Keimung der Zygoten.

Eine Untersuchung über die Physiologie des Formwechsels bliebe unvollständig, wenn sie die Bedingungen für das Ausschlüpfen der Tiere aus den Cysten unberücksichtigt ließe. Es kann dies hier, obwohl sich dafür in den anfangs gegebenen Fragestellungen kein Platz findet, um so eher geschehen, als die Mitteilung der diesbezüglichen Resultate keinen großen Raum beansprucht.

Die Keimung der Zygoten erfolgt allemal, sobald sie aus der Flüssigkeit, in der sie gebildet wurden, in ein Medium mit niedrigerem osmotischen Druck übertragen werden. Beispielsweise aus Knop 0,05 %ig (oder $^1/_{400}$ molar) in Knop 0,01 %ig. (oder $^1/_{2000}$ molar) Benecke 0,01 %ig, Teichwasser oder Aqua dest. In praxi geschieht dies zweckmäßig nicht durch Entnahme von Zygoten mit der Pipette und Übertragung in neues Medium, sondern in der Weise, daß man die alte Kulturlösung aus der Schale, an deren Boden die fertigen Zygoten festgesetzt sind, ausgießt und die Schalen nunmehr nach mehrmaligem Abspülen mit der hypotonischen Lösung anfüllt. Es

---

[1]) Allerdings nur, wenn man nahezu vier Jahre als genügend lange Versuchsdauer anerkennt.

[2]) In dieser allgemeinen Fassung nur gültig, wenn man eine prinzipielle Übereinstimmung aller nicht experimentell untersuchten Repräsentanten der Spezies *Actinophrys sol* mit meinen Versuchsstämmen zugibt. Ich glaube, das darf man.

Digitized by Google

ist noch zu beweisen, daß hierbei nur der osmotische Druck wirksam ist, denn 0,05 proz. KNOP-Lösung aus einer alten Kultur unterscheidet sich ja von frischer 0,01 proz. Lösung außer im osmotischen Druck noch in der Wasserstoffionenkonzentration und in dem Vorhandensein von Stoffwechselendprodukten. Letzteres ist leicht auszuschließen. In frischer 0,05 proz. KNOP-Lösung erfolgt auch bei Anwesenheit von Futter und nach wochen- und monatelangem Verweilen keine Keimung. Wohl aber bleiben sie bis zu 9 Monaten nach der Befruchtung keimfähig. Wenn sich die Ruheperiode nicht weiter ausdehnen läßt, so liegt das nicht etwa daran, daß die Cysten nach einer gewissen Zeit von selbst keimen, sondern daran, daß es auf die Dauer auch im Eisschrank nicht möglich ist, schädliche Einflüsse, denen die Zygoten offenbar sehr leicht erliegen, von ihnen fernzuhalten. Sie sterben einfach allmählich ab. Auch die Änderung der Wasserstoffionenkonzentration ist nicht das Bestimmende. Denn wenn man die 0,01 %ige. (oder $^1/_{2000}$ molare) KNOP-Lösung durch Pufferung [1]) ohne Änderung des osmotischen Drucks auf dieselbe P_H bringt, wie die 0,05 %ige. Lösung ($^1/_{400}$ molar) aus der alten Kultur, so erfolgt trotzdem die Keimung. Außerdem läßt sich zeigen, daß nicht etwa ein absoluter Wert des osmotischen Drucks für die Keimung nötig ist, sondern daß allein eine relative Herabsetzung genügt. Läßt man nämlich die Befruchtung statt in $^1/_{400}$ molarer Lösung in $^1/_{100}$ molarer Lösung sich vollziehen, so genügt für das Ausschlüpfen der jungen Tiere die Einwirkung einer $^1/_{400}$ molaren Lösung, die bei den Zygoten, die in $^1/_{400}$ molarer Lösung gebildet waren, unwirksam bleibt.

Die Wirksamkeit dieses Faktors in der freien Natur ist schwer vorstell- und nachweisbar. Vor allem wissen wir ja nicht, ob und wann *Actinophrys* im Freien regelmäßig Zygoten bildet. Der Vollständigkeit halber ist zu bemerken, daß man zwar schon ganz junge Zygoten, also sofort nach der endgültigen Ausbildung der beiden

[1]) Eine in den relativen Gewichtsverhältnissen der einzelnen Salze mit der Original-KNOP-Lösung ziemlich übereinstimmenden Lösung kann hergestellt werden, wenn man die Stammlösung der einzelnen Salze $^1/_2$ molar ansetzt und 6 Teile $Ca(NO_3)_2$-, 5 Teile KNO_3-, 2 Teile $MgSO_4$-, 3,5 Teile KH_2PO_4-Lösung auf 148,5 Teile dest. Wassers nimmt. Diese Lösung ist dann $^1/_{20}$ molar und entspricht ungefähr der KNOP-Lösung mit 1 Proz. Gesamtgehalt an Salzen. Die weiteren Verdünnungen ergeben sich von selbst. Zur Pufferung verwandte ich eine $^1/_{400}$ molare Lösung von Na_2HPO_4, die je nach der gewünschten p_H in einem zu der vorhandenen Menge von KH_2PO_4 bestimmten Mengenverhältnis der fertigen Lösung zugesetzt wird. Für die Einführung in die Meßtechnik der Wasserstoffionenkonzentration sowie für manchen wertvollen Rat bei der Herstellung der gepufferten Lösungen habe ich Dr. HERMANN v. BRUNSWIK zu danken.

Digitized by Google

Cystenmembranen durch das erwähnte Mittel zum Keimen bringen kann, daß aber ein weit höherer Prozentsatz von Keimlingen resultiert, wenn die Zygoten älter sind. Temperaturerhöhung innerhalb gewisser Grenzen (das Optimum für alle Lebensvorgänge ist 20° C; bei weiterer Steigerung erfolgt sehr bald ein steiler Abfall zum Maximum bei 27°), ist ebenfalls förderlich. Ferner gelingt es auch unter Einhaltung dieser Vorschriften nicht in allen Fällen die Zygoten zum Keimen zu bringen, ohne daß es mir möglich gewesen ist, hierfür eine Ursache zu finden. In allen diesen Fällen ist die Widerstandsfähigkeit der Cysten gegen hypotonische Lösungen eine dauernde geblieben. Das heißt also: ist der Versuch einmal mißlungen, so können die Cysten durch keinerlei Manipulationen zum Keimen veranlaßt werden und sterben früher oder später ab.

Außerdem konnte bei einzelnen Kulturen beobachtet werden, daß die Keimung spontan, also ohne Behandlung mit hypotonischen Lösungen erfolgte. Allerdings ließ das sonstige Verhalten solcher Kulturen (es waren stets entweder Kulturpopulationen oder meist ganze Stämme von geringer Vitalität) den Schluß zu, daß es sich hier um ein abnormes Verhalten handelt. Trotzdem muß angenommen werden, daß die Keimung der Cysten nicht nur durch den von mir analysierten, sondern auch noch durch andere unbekannte Faktoren bewirkt werden kann. In den Fällen, die zu dieser Vermutung Anlaß geben, ist offenbar die Empfindlichkeit der Tiere gewissen, auch in den Kulturen sich ständig ändernden Außenfaktoren gegenüber bedeutend erhöht; denn prinzipiell müssen wir auch für die Keimung der Zygoten von *Actinophrys* unbedingte Abhängigkeit von äußeren Bedingungen annehmen. Für die erwähnten Ausnahmefälle wäre die gegenteilige Annahme erst zu beweisen.

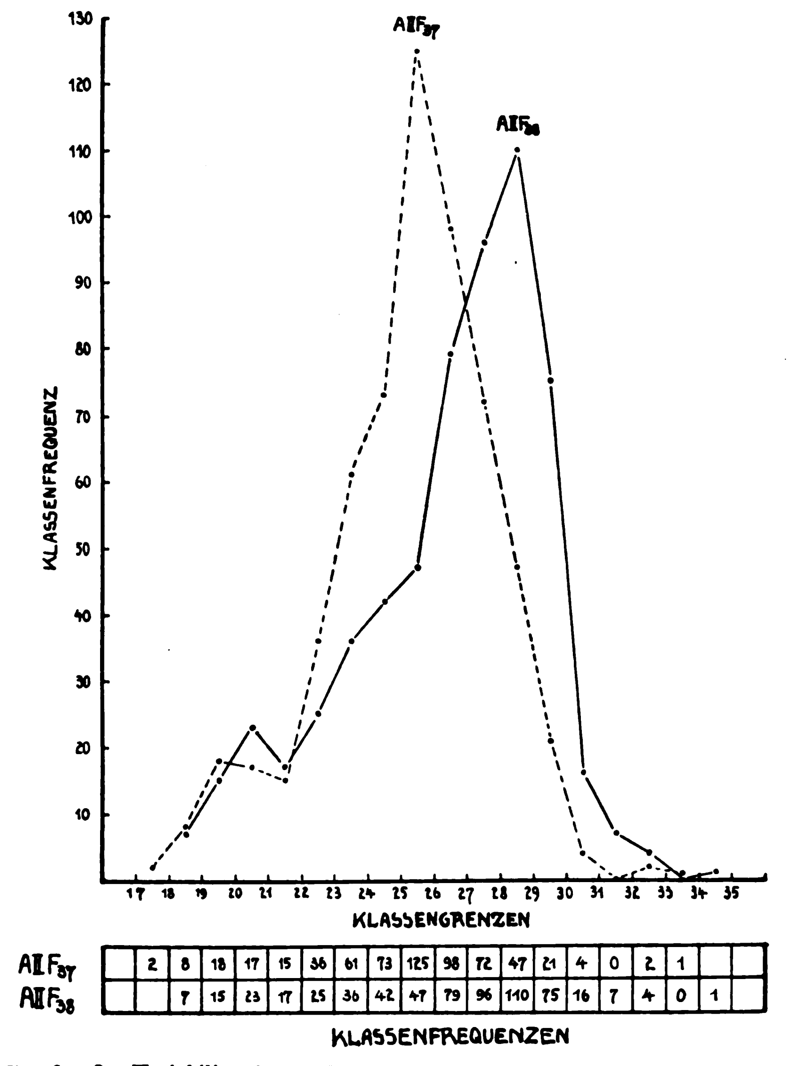
7. „Verjüngung“ als Folgeerscheinung der Befruchtung.

Bei der ständigen Untersuchung eines derart umfangreichen Materials, wie es für diese Versuche nötig war, liefen natürlich so und so viele Beobachtungen unter, deren Mitteilung in diesem Rahmen nicht gerechtfertigt erscheint, da sie anekdotenhaften Charakter tragen würde. Wenn im folgenden eine Ausnahme gemacht wird, so geschieht das in der Hauptsache deshalb, weil die betreffende Tatsache ein wenig zur Rehabilitierung der „Verjüngungstheorie“ der Befruchtung, deren Widerlegung ein großer Teil dieser Arbeit gewidmet ist, beiträgt.

Bei Aufzucht einer sexuellen Generation kann es gelegentlich vorkommen, daß sie im Vergleich mit anderen Generationen, speziell

Digitized by Google

mit der, aus deren Zygoten sie gezüchtet wurde (also ihrer P_1-Generation) eine bedeutend herabgesetzte Vitalität aufweist: Die Empfindlichkeit schädigenden Einwirkungen gegenüber ist stark erhöht (Neigung

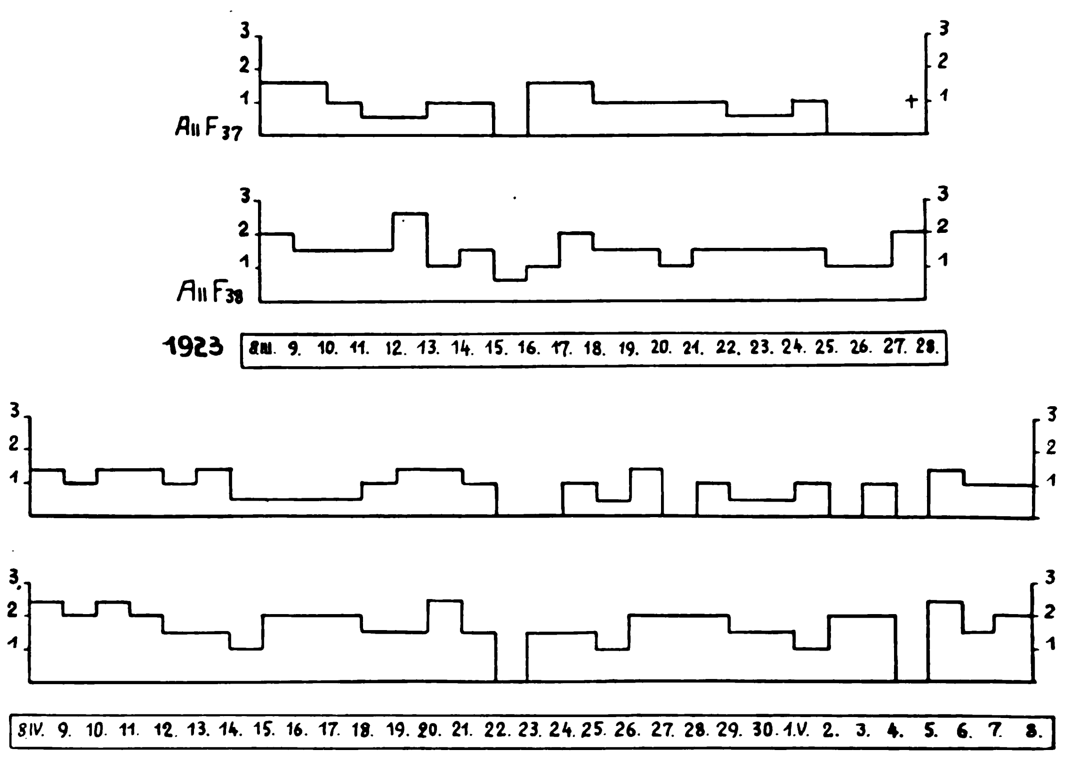


AII F37		2	8	18	17	15	36	61	73	125	98	72	47	21	4	0	2	1		
AII F38			7	15	23	17	25	36	42	47	79	96	110	75	16	7	4	0	1	

Textfig. 9. Variabilitätskurve der Cystendurchmesser des Stammes A II F_{37} und des „verjüngten" Stammes A II F_{38}. Gesamtzahl jeder Population 600 (je 200 Messungen aus einer Kultur; jede der drei Kulturen von F_{37} war gleichaltrig mit einer der drei Kulturen von F_{38}). Klassenspielraum: 1 mm oder 1,15 μ. Mittelwerte: F_{37}: 29,095 $\mu \pm$ 0,12. F_{38}: 30,36 $\mu \pm$ 0,15. Spielraum der Mittelwerte: F_{37}: 28,73—29,45, F_{38}: 29,91—30,81.

Digitized by Google

zu Depressionen), dadurch ist die an sich schon etwas niedere Teilungsrate sehr unregelmäßig, der Mittelwert des Cystendurchmessers ist relativ klein. gelegentlich kommt noch das oben erwähnte spontane Keimen der Zygoten hinzu, schließlich degeneriert sehr oft ein wechselnder Prozentsatz der Cysten sehr bald nach der Befruchtung und bei Keimungsversuchen fällt der Mehrzahl der Keimlinge das Ausschlüpfen aus den Membranen ziemlich schwer, wodurch der größte



Textfig. 10. Tägliche Teilungsrate des (geschädigten) Stammes A II F_{37} und des „verjüngten" Stammes A II F_{38}. Beide am selben Tage aus Massenkultur in Objektträger übertragen.

Teil von ihnen während dieser Prozedur zugrunde geht. Diese Eigenschaften kommen in mehr oder weniger starker Ausprägung allen Kulturen eines solchen Stammes zu, sie verlieren sich nicht bei noch so sorgfältiger Behandlung und es ist nach den Ergebnissen des Hauptversuchs fast überflüssig zu sagen, daß wir darin keine physiologische Alterserscheinungen erblicken dürfen; vielmehr dürfte irgendeine Schädigung im Verlaufe des Befruchtungsaktes der be-

Digitized by Google

treffenden P_1-Generation oder während der Keimung der Zygoten hierfür verantwortlich zu machen sein.

Züchtet man nun aus den am besten geratenen Zygoten dieser kränklichen F_1-Generation unter allen Kautelen die F_2-Generation heran, so kann man sehr oft ein völliges Verschwinden aller Kriterien einer niedrigen Vitalität feststellen: die Hinfälligkeit ist behoben, die Teilungsrate regelmäßiger und höher, die Cysten sind größer und keimen nicht spontan sondern nur bei Einwirkung hypotonischer Lösungen und dann in völlig normaler Weise (Textfiig. 9, 10.) Gelegentlich ist aber diese Rückkehr zur normalen Vitalität keine vollkommene, sondern wird es erst in der nächsten (F_3)-Generation.

Man kann diese Erscheinungen, daß eine irgendwie erworbene Schwächung der Lebenskraft, die durch eine Reihe vegetativer Teilungen und günstige Lebensbedingungen nicht zu beseitigen ist, durch einen Befruchtungssakt mit einem Schlage verschwindet, sehr wohl als Verjüngung bezeichnen, muß aber dabei zweierlei nicht vergessen: 1. daß es in keinerlei Weise erwiesen oder auch nur wahrscheinlich gemacht ist, daß diese Schädigungen das Resultat des Altersprozesses darstellen, daß vielmehr die Ergebnisse des Hauptversuchs das Gegenteil beweisen; 2. daß mit dieser Bezeichnung die ökologische Seite des Vorgangs zwar sehr gut charakterisiert ist, über seine physiologische Natur damit jedoch nichts ausgesagt wird.

Strebt man das letztere an, so ist die überaus klare Parallele mit den von Jollos bei *Paramaecium* beobachteten Dauermodifikationen in den Vordergrund zu rücken, wie das auch seitens Hartmanns 1921 für einen hypothetischen Fall geschehen ist. Auch hier haben wir eine Eigenschaft vor uns, die durch vegetative Teilungen gar nicht oder nur wenig gemindert wird, durch eine Konjugation oder Parthenogenese unter Umständen mit einem Schlag verschwindet. Der einzige Unterschied ist der, daß teleologisch betrachtet die betr. Eigenschaften bei *Paramaecium* z. T. vorteilhafter, bei *Actinophrys* hingegen nachteiliger Natur sind. Damit ist dieser Erscheinung ihr richtiger Platz unter den Folgeerscheinungen der Befruchtung angewiesen. Diese Art von „Verjüngung" ist nichts anderes als die Beseitigung einer Dauermodifikation von negativem Selektionswert. Und dieser Natur müssen alle Verjüngungen bei Organismen sein, bei denen ein physiologisches Altern von asexuellen Zellgenerationen nicht vorkommt.

Digitized by Google

8. Zusammenfassung und Schlußbemerkungen.

„Was das Wesen der Entwicklung ist, wissen wir nicht, ebensowenig was das Wesen eines chemischen Vorgangs ist. Wohl aber wissen wir, daß gewisse Entwickelungsvorgänge durch bekannte Faktoren jederzeit willkürlich hervorgerufen werden können. Solche Tatsachen sind überhaupt das einzig Sichere, was wir von den Bedingungen kennen.“

Klebs 1903 p. 26.

1. Unter einer bestimmten Konstellation annähernd gleichbleibender Außenbedingungen ist bei *Actinophrys sol* die asexuelle Zweiteilung der einzige morphologisch feststellbare Formwechselprozeß; im Laufe von $2^{2}/_{3}$ Jahren erfolgten 1244 Teilungsschritte.

2. Diese dauernd agame Vermehrung hatte keinerlei nachträglichen Folgen; sowohl der allgemeine Habitus wie auch einzelne meßbare Lebenserscheinungen waren zu Ende des Versuchs, wie auch in der Zwischenzeit, genau die gleichen wie zu Anfang.

3. Zeitweilig kamen Depressionsperioden vor, charakterisiert durch Sistierung von Teilung und Nahrungsaufnahme und erhöhte Hinfälligkeit der Tiere. Doch konnten trotz eingehender cytologischer Untersuchung keine begündeten Anhaltspunkte gewonnen werden, die die Annahme des Ablaufs innerlich bedingter Reorganisationsprozesse nicht sexuellen Charakters in diesen Perioden berechtigt erscheinen lassen; vielmehr sprechen gewichtige Indizien dafür, daß die Depressionen nur auf Einwirkung ungünstiger Außenfaktoren zurückzuführen sind.

4. Der Befruchtungsvorgang kann jederzeit dadurch willkürlich ausgelöst werden, daß man *Actinophrys* hungern läßt. Anwesenheit von Stoffwechselendprodukten begünstigt die Entstehung lebenskräftiger Cysten, ist aber für das Zustandekommen der Befruchtung nicht nötig.

5. Das Ausschlüpfen der jungen Heliozoen aus den Cysten kann jederzeit durch Einwirkung von Flüssigkeiten, die einen niedrigeren osmotischen Druck haben, als die, in der die Befruchtung vor sich gegangen ist, veranlaßt werden. Umgekehrt können die Cysten durch Verweilen in einer mit dem Kulturmedium, in dem sie gebildet wurden, isotonischen Flüssigkeit beliebig lange Zeit unverändert bleiben und keimen dann nicht spontan, sondern sterben nach einer gewissen Zeit ab. Doch bestehen Anzeichen dafür, daß auch andere noch unbekannte Faktoren die Keimung veranlassen können.


Digitized by Google

6. Sind Befruchtungsstadien oder keimende Zygoten Schädigungen durch Umweltsfaktoren unbekannter Natur ausgesetzt, so prägen diese ihre Wirkung unter Umständen allen nunmehr folgenden asexuellen Generationen auf. Die nächstfolgende Befruchtung vermag die Folgen dieser Schädigungen unter Umständen mit einem Male restlos zu beseitigen. Dies ist als ein Spezialfall von Dauermodifikationen anzusehen.

Zum Schluß sei es mir gestattet, die vielen theoretischen Auslassungen über die Verjüngungstheorie der Befruchtung um eine weitere zu vermehren. Wenn schon die im vorhergehenden mitgeteilten Versuchsresultate, die ja nur Epigonen anderer bereits entscheidender Versuche sind, dieser Hypothese, die in manchen ihrer Formulierungen schon eher ein Dogma zu nennen ist, in ihrer allgemeinsten Fassung den tatsächlichen Boden entzogen zu haben scheinen, so muß doch der Versuch gemacht werden ihre methodische Fundierung kritisch zu erörtern. Ich glaube nun nicht etwa, im folgenden auch nur in einem Punkt prinzipiell Neues sagen zu können. Im Gegenteil, alles was ich anzuführen habe, ist in der einen oder anderen Form in mehr als einer Abhandlung zu diesem Thema schon ausgesprochen worden. Einzig der Umstand, daß die Diskussion über dieses Problem noch immer im vollsten Gange ist und das, obwohl einige strittige Punkte bereits heute meines Erachtens als völlig erledigt anzusehen sind, hat mich zu diesem neuerlichen Versuch bestimmt.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal den wesentlichen Inhalt der „Verjüngungstheorie“: Bei allen Organismen ist mit dem Lebensprozeß eine Abnützung der Struktur und der Organisation, kurz alle die Erscheinungen, die wir als physiologisches Altern bezeichnen, untrennbar als notwendige Folgeerscheinung verbunden. Durch die Aufeinanderfolge von so und so vielen Zellteilungsvorgängen werden die Manifestationen dieses Alterns in Form einer abnehmenden Erhaltungsgemäßheit aller Lebensvorgänge — soweit wir den Organismus an sich und nicht etwa in bezug auf seine Nachkommen oder das ihm übergeordnete lebende System betrachten — nicht beseitigt, sondern kumuliert. Diese Häufung von Schädigungen führt zwangsläufig an irgendeiner Stelle der Zellteilungskette, die innerhalb eines gewissen Spielraums innerlich — in der spezifischen Struktur des betreffenden Lebewesens — festgelegt ist, also nach einer bestimmten Zeit, die eine Funktion der Abnützungsgeschwindigkeit ist, zum Tode des gealterten Systems. Andererseits bewirkt

Digitized by Google

dieses physiologische Altern, sobald die Abnützungserscheinungen eine gewisse Höhe erreicht haben, die Vorbereitung von Vorgängen mehr oder weniger selbstregulatorischer Natur, ja sie kann sogar unabhängig von irgendeinem äußeren Anstoß die Auslösung dieser Vorgänge verursachen. Im ersteren Fall sagen wir, die Befruchtungsbedürftigkeit der betreffenden Zellgeneration ist eingetreten, im letzteren Fall: es kommt zu apomiktischen Formwechselprozessen irgendwelcher Art. Physiologisch stimmen aber alle diese Vorgänge, wie in ihren allgemeinen Ursachen, so auch in ihren Wirkungen prinzipiell überein. Sie führen eine Reorganisation der abgenutzten Strukturen herbei und bringen die Lebenskraft des alternden Systems oder eines seiner gealterten Teile wieder auf den Ausgangspunkt zurück. Diese physiologische Übereinstimmung ist das Wesentliche dieser Umordnungsprozesse, die der Natur ihrer Ursachen gemäß rhythmisch aufeinander folgen müssen; ihre morphologische Erscheinungsform kann hingegen sehr verschieden sein: Befruchtung, Parthenogenesis, Encystierung, Sporenbildung, Chromatinabgabe und -neubildung, ihr Vorkommen ist aber auch bei solchen Organismen anzunehmen, wo bisher der tatsächliche Nachweis dafür noch nicht erbracht wurde.

Ich habe mir Mühe gegeben, in obiger Formulierung den wesentlichen Inhalt der Verjüngungshypothese möglichst sinngetreu und präzise auszudrücken. Und die folgende Argumentation beansprucht nur dann Gültigeit, wenn die hier gegebene Formulierung der Verjüngungshypothese auch von deren Anhängern als ausreichend und nicht entstellend anerkannt werden darf.

Die erste prinzipielle Feststellung, die nun zu machen ist, lautet: direkt zu widerlegen ist diese Hypothese niemals, da in ihr zwei Annahmen gemacht werden, die durch keine wie immer gearteten negativen Beobachtungstatsachen als unrichtig erwiesen werden können: 1. die Annahme des Vorkommens von Abnutzung oder eines physiologischen Alterns nach einer bestimmten Zeit, 2. die Annahme des Vorkommens von Reorganisationsvorgängen irgendwelcher Art. Diese beiden Thesen sind auch die Hauptwaffen der Theorie. Einerseits kann gegen jeden Versuch, der das Nichtvorhandensein physiologischer Alterserscheinungen nach einer gewissen Periode asexueller Vermehrung erweist, der Einwand erhoben werden, daß die Versuchsdauer zu gering ist, daß also bei längerem Anhalten der vegetativen Vermehrung die physiologische Degeneration eben doch von selbst eingetreten wäre. Andererseits kann man jeder Feststellung, der zufolge es nicht gelungen ist,

Digitized by Google

Reorganisationsprozesse zu beobachten, entgegenhalten: die Reorganisationsprozesse sind hier eben von so unscheinbarer Art, daß sie übersehen wurden. Damit ist nun die Notwendigkeit, sich mit diesen Einwänden auseinander zu setzen, gegeben; denn es ist klar, daß die Tragweite jeder experimentellen Untersuchung, die die Verjüngungshypothese zu widerlegen trachtet, durch die beliebige Dehnbarkeit der Forderungen, die beide Einwände stellen können, eingeschränkt werden muß. Diese Einwände sind nämlich nichts anderes als Postulate und daher zunächst ebenso unangreifbar wie das Postulat der Urzeugung.

Der einzige Weg, der somit übrig bleibt, ist die Prüfung, ob diese Postulate in so allgemeiner Form überhaupt eine Berechtigung haben. Und da müssen wir zunächst die tatsächlichen Grundlagen der Verjüngungshypothese uns der Reihe nach ansehen. Es sind dies:

1. Die Feststellung eines physiologischen Alterns [1]) bei höheren Tieren und Pflanzen, soweit deren Individuen als ganze in Betracht kommen (die ja als eine Folge von asexuellen Zellteilungsprozessen aufgefaßt werden können).

2. Die Feststellung, daß bestimmte Arten von Zellen, wenn sie einmal aus dem embryonalen teilungsfähigen Zustand in den für eine bestimmte Funktion differenzierten Zustand übergegangen sind, eine mehr oder weniger beschränkte Lebensdauer besitzen und schließlich im Verlaufe des normalen Lebensprozesses in Gänze absterben oder am Abschluß dieser Lebensdauer nur unter Aufgabe ihrer früheren Form, also durch eine Art Reorganisationsprozeß, erneute Teilungsfähigkeit wiedererlangen. (Als Beispiel für die erste Art seien die Epidermiszellen der Wirbeltiere, als solches für die zweite Art die tierischen Eizellen genannt.)

---

[1]) Es empfiehlt sich vielleicht an dieser Stelle, die Begriffe Abnützung (= physiologisches Altern) und Altern (morphologisch gefaßt), wenn auch nicht ausreichend zu definieren, so doch festzulegen. Unter Abnützung oder physiologischem Altern ist also jede stoffliche oder strukturelle Veränderung an einem lebenden System, die den Ablauf der Lebensvorgänge, soweit das System als Ganzes in Betracht kommt, beeinträchtigt und früher oder später unmöglich macht. Unter Altern im morphologischen Sinne seien alle strukturellen Veränderungen verstanden, die das kontinuierliche Weiterleben eines lebenden Systems in einer bestimmten Form unmöglich machen. Diese Veränderungen finden ein zwangsläufiges Ende entweder mit dem irreversiblen Stillstand des Lebensvorganges oder mit einem regulatorischen Wiedereinbeziehen des betreffenden Systems in den Stoffwechsel eines übergeordneten Systems unter vorübergehender oder endgültiger Aufgabe der früheren Form des gealterten Systems.


Digitized by Google

3. Die Feststellung, daß bei Infusorien nach einer mehr oder weniger bestimmten Zahl asexueller Vermehrungsschritte Alterserscheinungen eintreten, die sich morphologisch vor allem am Macronucleus manifestieren und nur durch Conjugation oder asexuelle Reorganisationsvorgänge beseitigt werden können; hierzu kommen noch einige Versuche von R. Hertwig, die für *Actinosphaerium* prinzipiell dasselbe zu erweisen scheinen.

4. Die Erscheinungen der Metagenese und der Heterogonie.

5. Die Feststellung, daß bei *Hydra* nach einer bestimmten Periode, in der die Knospung die einzige Vermehrungsart sein kann, Depressionszustände, also Perioden einer erniedrigten Vitalität auftreten, die zum Tode des Tieres führen und in denen die Neigung zur Bildung von Geschlechtszellen in erhöhtem Maße vorhanden ist.

Die Verallgemeinerung dieser fünf Daten konnte nur unter Hinzuziehung von zwei weiteren Vorstellungen zu der eingangs dargelegten Form der Verjüngungshypothese führen.

6. Daß der Lebensprozeß ganz allgemein mit einer Abnützung der lebenden Substanz oder Struktur verknüpft ist.

7. Daß die weite Verbreitung der Sexualität im gesamten Organismenreiche doch auf eine tiefe Gesetzmäßigkeit hinweist, die den Eintritt der Befruchtung als eine prinzipielle Lebensnotwendigkeit anzusehen zumindest nahelegt.[1])

Diese Grundlagen bedürfen nun jede für sich eines besonderen Kommentars.

ad 1 und 2. Das physiologische Altern der ausschließlich auf den Befruchtungsakt als Arterhaltungsmittel angewiesenen Tiere ist eine feststehende Tatsache, soweit sie sich auf deren ganze Individuen bezieht. Hingegen ist noch nie der Nachweis erbracht worden, daß bei Zellen, die ihre Teilungsfähigkeit noch besitzen, also alle diejenigen, die der Botaniker als meristematisch bezeichnet (z. B. Spermatogonien oder die Zellen des Stratum germinativum der menschlichen Haut) und dem Einfluß des alternden Tieres entzogen sind, ebenso nach so und so viel Teilungen Altersprozesse auftreten. Im Gegenteil, die Gewebskultur hat uns mit Fällen bekannt gemacht, in denen solche Zellen

[1]) „Würde die vegetative Vermehrung, diese ununterbrochene Teilung somatischer Zellen, allein schon ausreichen, um die Existenz der Art für alle Zeiten gegen das Aussterben zu sichern, wozu wäre dann die geschlechtliche Fortpflanzung da, welche neben der vegetativen bei allen Pflanzen und Pflanzentieren in solcher Verbreitung vorkommt?“ (R. Hertwig 1906 p. 19.)


Digitized by Google

noch weiter lebten und sich fortpflanzten, nachdem das Tier, dem sie entnommen waren, dem natürlichen Tod bereits verfallen war. Somit ist eine diesbezügliche Verallgemeinerung der Erfahrungstatsache, daß jedem Tier, welches ein geschlossenes System repräsentiert, eine beschränkte Lebensdauer zukommt, unstatthaft. Die Notwendigkeit eines natürlichen Todes ist nur für ganze Individuen erwiesen und für deren differenzierte Zellen wahrscheinlich gemacht.

ad 3. Der Nachweis, daß bei Ciliaten [1]) ein physiologisches Altern von Zellgenerationen vorkommt, darf wohl beinahe als erbracht gelten; die diesbezüglichen Versuche lassen an Exaktheit der Versuchstechnik und Mannigfaltigkeit der Objekte nichts zu wünschen übrig. Andererseits und vor allem aber haben wir hier eine morphologisch gut definierte Struktur vor uns, die nach Verlauf einer mehr oder weniger großen Zahl von Teilungen aufhört, in ihrer alten Form weiter zu existieren: der Macronucleus. Ist es aber statthaft, die Gültigkeit einer Gesetzmäßigkeit, die für eine Protozoengruppe, welche sich noch dazu von den anderen Gruppen des Protistenreiches eben durch diese Zweikernigkeit unterscheidet, ermittelt wurde, für alle anderen Protisten anzunehmen? insbesondere auch für alle Formen, bei denen ein solches morphologisch feststellbares Altern nicht beobachtet wurde? Die Versuche, die R. Hertwig an *Actinosphaerium* angestellt hat, entsprechen bezüglich ihrer Technik nicht den Anforderungen, die an Versuche, welche den autonomen Eintritt von Depressions- und Befruchtungsvorgängen auch bei konstanten Außenbedingungen beweisen sollen, heute gestellt werden müssen: als Medium diente Teichwasser, eine Substanz, die in ihrer physiko-chemischen Beschaffenheit durchaus variiert; als Futter diente *Stentor*, also ein Ciliat, von dem wir ebenfalls wissen, daß sein physiologischer Zustand wechselt. Und schließlich ist nach all den Erfahrungen, die man bei Züchtung

[1]) (Anmerkung bei der Korrektur: Nicht bei allen! Das zeigen die kürzlich von Woodruff u. Spencer mitgeteilten Versuche, die sie an *Spathidium spathula* angestellt haben. Da bei diesem Infusor Parthenogenese nur in der Cyste stattfindet, so beweist eine über 6 Monate geführte asexuelle Zuchtreihe, während der ca. 600 Teilungsschritte absolviert wurden, daß bei dieser Form ein physiologisches Altern ebensowenig eintreten muß, wie bei *Actinophrys*. Woodruff u. Spencer haben denselben Schluß aus ihren Resultaten, die wohl auch für manchen Gegner der „Verjüngungshypothese“ eine Überraschung waren, gezogen. E. u. M. Chatton haben zwar für *Glaucoma scintillans* dasselbe behauptet, doch geben sie nicht an, ob und in welcher Weise eine cytologische Kontrolle ihrer Kulturen stattgefunden hat.

Digitized by Google

von Protozoen gemacht hat, eine sich stetig steigernde Schädigung der Versuchstiere durch Stoffwechselendprodukte gerade bei Ernährung mit proteinreicher Kost sehr wahrscheinlich und nur durch eine viel exaktere Versuchstechnik auszuschließen.[1])

ad 4. Festgelegte Metagenese und Heterogonie, also eine mehr oder weniger rhythmische Aufeinanderfolge von Befruchtungsakten und ungeschlechtlicher resp. parthenogenetischer Fortpflanzung ist nicht bei allen hierfür in Frage kommenden Formen nachgewiesen; wir kennen nicht wenige Fälle, in denen es gar nicht bekannt ist, ob auf eine Periode apomiktische Fortpflanzung überhaupt ein amphimiktischer Akt erfolgt (einige Oligochäten, *Protohydra*, Rhabdocölen).

ad 5. Was oben für die *Actinosphaerium*-Versuche Hertwig's gesagt wurde, gilt auch für die Mehrzahl der an *Hydra* angestellten Versuche: Von konstanten Außenbedingungen und Ausschaltung von Schädigungen, die durch die Kulturtechnik bedingt sind, mittels eines exakten Züchtungsverfahrens, kann keine Rede sein. Und in der neuesten Untersuchung zum „Unsterblichkeitsproblem“ der Metazoen, die ebenfalls an *Hydra* von Goetsch angestellt wurde, wird die Möglichkeit einer unbegrenzt andauernden Vermehrung durch Knospung als sehr wahrscheinlich hingestellt. Alle übrigen Gruppen von Tieren, die sich ungeschlechtlich fortpflanzen können, sind experimentell überhaupt noch nicht untersucht worden; resp. es konnte in einem Fall (Hartmann 1921: *Stenostomum leucops*) nachgewiesen werden, daß die Vermehrung durch Teilung mehr als zwei Jahre hindurch anhalten kann, ohne daß physiologische Alterserscheinungen auftreten. Auch hier haben wir also eine Verallgemeinerung von nicht einmal einwandfreien Versuchsresultaten, die an einem einzigen Organismus gewonnen sind, vor uns.

ad 6. Die Behauptung, daß der Lebensprozeß an sich eine „Abnutzung“ der lebendigen Struktur notwendigerweise zur Folge hat, ist, wie gesagt, nur für ganze Individuen solcher Tiere, die sich nur geschlechtlich fortpflanzen können und für einige Arten von differenzierten Zellen bewiesen. In ihrer allgemeinen Form ist sie nichts anderes als die Anmaßung[2]) eines Wissens von der Natur des

[1]) Eine eingehendere Kritik der *Actinosphaerium*-Versuche Hertwig's soll andererorts erfolgen; wie schon oben gesagt, verhält sich *Actinosphaerium* bei rationeller Kulturtechnik genau so, wie *Actinophrys*.

[2]) Welchen Grad sie erreichen kann, zeigt folgendes Zitat: „. . . 1913 . . . hatte ich gesagt, daß eine vegetative Vermehrung ohne Einschaltung von irgendwelchen Reorganisationsperioden ein logisches Unding sein müßte.“ (Rh. Erdmann, 1915 p. 296.)

Digitized by Google

Lebensvorgangs, welches wir nicht besitzen; vielleicht auch nur ein unbewußter Anthropomorphismus?

ad 7: Die Frage, wieso denn die Befruchtung eine so weite Verbreitung hat, wenn sie keine lebensnotwendige Erscheinung ist, muß im Rahmen der teleologischen Naturbetrachtung als durchaus berechtigt gelten. Der kausalen Forschung kann sie nur als heuristisches Prinzip dienen, hingegen darf sie nie als Argument in der Diskussion über die kausale Bedingtheit der Befruchtung verwendet werden. Und selbst wenn man ihr hier eine Art von Berechtigung zugestehen wollte, so müßte sich diese Frage eine ebenso anfechtbare Antwort gefallen lassen, welche lautet: Weil die den Eintritt von Befruchtungsvorgängen notwendig machenden äußeren und inneren Bedingungen im Verlaufe des normalen Lebens der betreffenden Tiere wahrscheinlich sehr oft realisiert sein dürften.

Und nun sind wir in der Lage, die Frage zu einem vorläufigen Abschluß zu bringen. Wir sehen, daß die Verjüngungshypothese die allgemeine Gültigkeit von Gesetzmäßigkeiten behauptet, die an einigen wenigen Organismen oder Zellarten in mehr oder weniger exakter Weise nachgewiesen worden sind. Es fällt mir nicht ein, die Voraussetzung aller Naturwissenschaft, nämlich die unvollständige Induktion mit den daraus abgeleiteten Arbeitshypothesen, damit anfechten zu wollen. Wohl aber darf man sagen, daß eine solche Verallgemeinerung nur so lange unbedingt statthaft ist, als erstens keine Tatsachen vorliegen, die ihr widersprechen. Aber auch dann ist es noch immer statthaft, an der betreffenden Hypothese festzuhalten und sie eventuell durch Zusätze zu ergänzen, nämlich wenn sie zweitens für die Erklärung der betreffenden Phänomene nötig ist. Noch rigoroser muß aber auf diesen Forderungen bestanden werden, wenn sich diese induktiv gewonnene Hypothese vollends zu einem Postulat zu entwickeln droht, da dieses seiner Natur nach durch Tatsachen unwiderlegbar ist.

Es ist nicht schwer zu zeigen, daß die Verjüngungshypothese beiden Forderungen nicht Genüge leistet. Tatsachen, die genau das Gegenteil der oben angeführten 5 Gruppen von Befunden erweisen, gibt es genug: Die Ergebnisse der Gewebskultur, die Versuche an Oligochaeten und Rhabdocölen, die Versuche an *Eudorina* und *Actinophrys* und das Tatsachenmaterial der botanischen Entwicklungsphysiologie.

Nötig ist die Annahme der Verjüngungshypothese nur für die tatsächlich nachgewiesenen Fälle von physiologischem Altern. Daß

Digitized by Google

ihre speziellen Fassungen auch hier für die Erklärung nicht mehr als vage Vermutungen zu geben vermögen, zeigt die Einsichtnahme in die einschlägige Literatur. Außerdem ermangeln alle über den Zusammenhang zwischen physiologischem Altern und Verjüngung bisher aufgestellten Hypothesen einer sicheren Fundierung durch Tatsachen: dies gilt sowohl für den hier in Betracht kommenden Teil der Theorie von der Kernplasmarelation (die von ihr geforderte Verschiebung der Kernplasmarelation im Laufe zahlreicher asexueller Zellgenerationen konnte in mehreren Fällen als nicht vorhanden nachgewiesen werden: WHITNEY, HARTMANN, BĚLAŘ), wie auch für die Chromatinregulierungshypothese (sie scheitert an der Unmöglichkeit, Chromatin anders als morphogenetisch, also als Chromosomensubstanz, zu definieren) und die diversen Enzymhypothesen.

Angesichts dieser Sachlage darf man wohl sagen: Es ist nicht Sache desjenigen, der positive Tatsachen festgestellt, also die „potentielle Unsterblichkeit" für ein Objekt nachgewiesen hat, den Nachweis zu führen, daß postulierte Alterserscheinungen **nicht** auftreten, sondern es ist Sache der Vertreter der Verjüngungshypothese zunächst die Berechtigung dieser Hypothese in ihrer allgemeinsten Form zu beweisen, worauf sich dann erst die Berechtigung ergibt, im Einzelfall die Forderung zu stellen, auch bei negativen Befunden immer wieder nach Umordnungsprozessen zu suchen. Solange aber die Verjüngungstheorie als unzulänglich fundierte Arbeitshypothese angesehen werden darf, solange darf sie nie als Argument in der Diskussion von Tatsachen auftreten.

---

9. Literaturverzeichnis.

A. Neuere zusammenfassende Darstellungen. B. Sonstige Literatur.

A.

DOFLEIN, F. (1919): Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei den Pflanzen und Tieren. Jena, G. Fischer.

KORSCHELT, E. (1922): Lebensdauer, Altern und Tod. Jena, G. Fischer.

KÜSTER, E. (1921): Botanische Betrachtungen über Altern und Tod. Abhandl. z. theoret. Biol., herausg. von J. SCHAXEL, Heft 10. Berlin, Gebr. Bornträger.

LIPSCHÜTZ, A. (1915): Allgemeine Physiologie des Todes. Braunschweig, F. Vieweg.

RUBNER, M. (1908): Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung. München—Berlin.

SCHLEIP, W. (1915): Lebenslauf, Alter und Tod des Individuums. Kultur der Gegenwart, Allg. Biol. Bd. 1.

WINKLER, H. (1920): Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreich. Jena, G. Fischer.


Digitized by Google

B.

Baitsell, G. A. (1912): Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. I. Conjugation between closely related individuals of Stylonychia pustulata. Journ. exp. Zool. Vol. 13.

— (1914): Experiments on the reproduction of the hypotrichous Infusoria. II. A study of the so-called life-cycle in Oxytricha fallax and Pleurotricha lanceolata. Ibid. Vol. 16.

Baur, E. (1917): Physiologie der Fortpflanzung im Pflanzenreiche. Kultur der Gegenwart III, 4. 3. Bd.

Bělař, K. (1921): Untersuchungen über den Formwechsel von Actinophrys sol. Biol. Zentralbl. Bd. 41.

— (1922): Untersuchungen an Actinophrys sol Ehrbg. I. Die Morphologie des Formwechsels. Arch. f. Protistenk. Bd. 46.

Berenberg-Gossler, H. v. (1919): Das Problem des Todes. Anat. Anz. Bd. 52.

Bühler, A. (1904): Alter und Tod, eine Theorie der Befruchtung. Biol. Zentralbl. Bd. 24.

Bunge, G. v. (1911): Die Quellen der Degeneration. Basel.

Bütschli, O. (1871): Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. Bd. 10.

— (1882): Gedanken über Leben und Tod. Zool. Anz. Bd. 5.

— (1889): Protozoa. in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. III. Abt.: Infusoria. Leipzig, C. F. Winter, 1887—89.

Calkins, G. N. (1902): The life cycle of Paramaecium caudatum. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 15.

— (1902): Studies on the life history of protozoa. I. The life cycle of Paramaecium caudatum. Ibid. Bd. 15 p. 139—186.

— (1902): Degenerations in Paramaecium and „so-called“ „rejuvenescence“ without conjugation. Amer. Morphol. Soc. Science N. S. Vol. 19 p. 526.

— (1902): The six-hundred and twentieth generation of Paramaecium caudatum. Biol. Bull. Mar. Labor. Woods Hole Vol. 3 p. 192—205.

— (1904): Studies on the life-history of Protozoa. IV. Death of the A series, Conclusions. Journ. exp. Zool. Vol. 1 p. 423—461.

— (1913): Further light on the conjugation of Paramaecium. Proc. Soc. exp. Biol. Med. Vol. 10.

— (1915): Cycles, Rhytms and the problem of immortality in Paramaecium. Amer. Naturalist Vol. 47 p. 65—76.

— (1919): Uroleptus mobilis Engelm. I. History of the nuclei during division and conjugation. Journ. exp. Zool. Vol. 27 p. 293—358.

— (1919): Restoration of vitality through conjugation. Proc. Nat. Acad. Sc. Vol. 5 p. 95—102.

— (1919): Uroleptus mobilis Engelm. II. Renewal of Vitality through Conjugation. Journ. exp. Zool. Vol. 29 p. 121—156.

— (1920): Uroleptus mobilis Engelm. III. A study in vitality. Ibid. Vol. 31 p. 287—305.

— (1921): Uroleptus mobilis Engelm. IV. Effect of cutting during conjugation. Ibid. Vol. 34 p. 441—470.

— & Lieb, C. C. (1902): Studies on the life history of Protozoa. II. The effect

Digitized by Google

of stimuli on the life cycle of Paramaecium caudatum. Arch. f. Protistenk. Bd. 1 p. 355—371.

Chatton, E. & M. Chatton (1923): La sexualité provoquée expérimentalement chez un infusoire: Glaucoma scintillans. Predominance des conditions du milieu dans son déterminisme. C. R. Soc. biol. T. 176 p. 1091—1093.

Child, Ch. M. (1914): Asexual breeding and prevention of senescence in Planaria velata. Biol. Bull. of the Mar. Biol. Stat. Woods-Hole, Mass. Vol. 26 p. 286—293.

Cull, S. W. (1906): Rejuvenescence as a result of conjugation. Journ. exp. Zool. Vol. 4.

Dawson, I. A. (1919): An experimental study of an amicronucleate Oxytricha. I. Study of the normal animal with an account of cannibalism. Ibid. Vol. 29 p. 473—507.

Doflein, F. (1916): Lehrbuch der Protozoenkunde. 4. Aufl. Jena, G. Fischer.

Engelmann. Th. W. (1876): Über Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. Morph. Jahrb. I. Bd. 21 u. 22.

Enriques, P. (1903): Sulla cosi detta degenerazione senile dei Protozoi. Monitore Zool. ital. T. 14.

— (1905): Ancora della degenerazione senile negli Infusori. R. C. Ac. Lincei T. 14.

— (1905): La sexualité chez les Protozoaires. Riv. dei Scienza Bd. 5.

— (1907): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli Infusori. Arch. f. Protistenk. Bd. 9 p. 195—296.

— (1907): La morte. Riv. di Scienza Vol. 2.

— (1908): Die Conjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Ibid. Bd. 12 p. 213—273.

— (1909): Sammelautorreferat über die Arbeiten 1903—1908 in Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 27.

— (1909—1910): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli infusori. IV. Trattazione critica delle più importanti questioni. Mem. R. Accad. Sci. dell' Ist. di Bologna Cl. Sc. Fis. Ser. 6 T. 7.

— (1910): La coniugazione e il differenziamento sessuale negli infusori. III. Azione dei sali sulle epidemie dei coniugazioni nel Cryptochilum nigricans. Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna Cl. Sci. Fis. Ser. 6 T. 6 1908—1909.

Erdmann, Rh. (1908): Kern- und Plasmawachstum in ihren Beziehungen zueinander. Ergebn. d. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. 18.

— (1910): Depression und fakultative Apogamie bei Amoeba diploidea. Festschr. f. R. Hertwig Bd. 1 p. 325.

— (1913): Experimentelle Ergebnisse über die Beziehungen zwischen Fortpflanzung und Befruchtung bei Protozoen, besonders bei Amoeba diploidea. Arch. f. Protistenk. Bd. 29 p. 24—126.

— (1915): Endomixis und ihre Bedeutung für die Infusorienzelle. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde Jahrg. 1915 p. 277—299.

— (1921): Reorganisationsvorgänge bei „einzelligen“ Lebewesen und ihre Bedeutung für das Problem der „Verjüngung“. Berl. klin. Wochenschr. 1921 Nr. 30 p. 842.

— u. L. L. Woodruff (1914): Vollständige periodische Erneuerung des Kernapparates ohne Zellverschmelzung bei reinlinigen Paramaecien. Biol. Zentralbl. Bd. 24 p. 484—496.

— — (1916): The periodic reorganization process in Paramaecium caudatum. Journ. exp. Zool. Vol. 20 p. 59—83.


Digitized by Google

Fermor, X. (1913): Die Bedeutung der Encystierung bei Stylonychia pustulata Ehrbg. Zool. Anz. Bd. 42.

Fine, S. M. (1912): Chemical properties of hay infusions with special reference to the titratable acidity and its relation to the protozoan sequence. Journ. of exp. Zool. Vol. 12.

Frischholz, E. (1905): Zur Biologie von Hydra. Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung. Biol. Zentralbl. Bd. 29.

Goetsch, W. (1921): Experimentelle Untersuchungen über Nahrungsaufnahme, Regeneration und Fortpflanzung von Hydren. Naturwissenschaften Bd. 9 p. 610—615.

Goldschmidt, R. (1920): Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin, Gebr. Bornträger.

Gruber, A. (1890): Die Konjugation der Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 10 p. 136.

Hartmann, M. (1906): Tod und Fortpflanzung. München.

— (1917): Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels (Entwicklung, Fortpflanzung und Vererbung) der Phytomonadinen (Volvocales). II. Mitteil.: Über die dauernde rein agame Züchtung von Eudorina elegans und ihre Bedeutung für das Befruchtungs- und Todproblem. Sitz.-Ber. d. preuß. Akad. d. Wiss., Phys.-mathemat. Kl. 1917 p. 760—776.

— (1921): Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonadinen (Volvocales). III. Mitteil.: Die dauernd agame Zucht von Eudorina elegans, experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 43 p. 223—286.

— (1922): Über den dauernden Ersatz der geschlechtlichen Fortpflanzung durch fortgesetzte Regeneration. Biol. Zentralbl. Bd. 42.

Hertwig, R. (1889): Über die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 18.

— (1889): Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei Actinosphaerium Eichhorni. Ibid. Bd. 19.

— (1899): Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 15.

— (1899): Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Ibid.

— (1900): Was veranlaßt die Befruchtung der Protozoen? Ibid. Bd. 16.

— (1900): Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Ibid.

— (1902): Über Wesen und Bedeutung der Befruchtung. Sitz.-Ber. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. Bd. 32.

— (1902/03): Über das Wechselverhältnis von Kern- und Protoplasma. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München Bd. 18.

— (1903): Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl. Bd. 23.

— (1904a): Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium Eichhorni. Festschr. z. 70. Geburtstag von Ernst Haeckel. Jena, G. Fischer.

— (1904b): Über Conjugation von Dileptus gigas. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. Bd. 20.

— (1905): Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. deutsch zool. Ges.

Digitized by Google

Hertwig, R. (1906): Über die Ursache des Todes. Beilage zur „Allg. Zeitung“ Nr. 288 und 289 vom 12. u. 13. Dez. 1906 München.
— (1906 a) Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von Hydra fusca. Biol. Zentralbl. Bd. 26.
— (1907): Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanzen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München.
— (1908): Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1.
— (1912): Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Zentralbl. Bd. 32 p. 1—45, 65—111, 129—146.
— (1917): Über Parthenogenesis der Infusorien und die Depressionszustände der Protozoen. Biol. Zentralbl. Bd. 34 p. 557—591.

Hoyt, Gregory, L. (1909): Observations on the life history of Tillina magna. Journ. exper. Zool. Vol. 6.

Jahn, E. (1920): Lebensdauer und Alterserscheinungen eines Plasmodiums. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. 37 p. 18—33.

Jennings, H. S. (1910): What conditions induce conjugation in Paramaecium. Journ. exp. Zool. Vol. 9.
— (1912): Age, death, and conjugation in the light of work on lower organisms. Pop. Sc. Monthly.
— (1913): The effect of conjugation in Paramaecium. Journ. exper. Zool. Vol. 14.
— & Hargitt (1910): Characteristics of the diverse races of Paramaecium. Journ. Morph. Vol. 21.
— & Lashley, K. S. (1913): Biparental inheritance and the question of sexuality in Paramaecium. Journ. exper. Zool. Vol. 14 p. 393.

Jollos, V. (1913): Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. Biol. Zentralbl. Bd. 33 p. 222—234.
— (1916): Die Fortpflanzung der Infusorien und die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen. Ibid. Bd. 36 p. 497—544.
— (1921): Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.

Joukowsky, D. (1898): Beiträge zur Frage nach den Bedingungen, der Vermehrung und des Eintritts der Conjugation bei den Ciliaten. Verhandl. d. nat.-med. Ver. Heidelberg Bd. 6.

Kasanzeff, W. (1901): Experimentelle Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Inaug.-Diss. Zürich.

Khainsky, A. (1910): Physiologische Untersuchungen über Paramaecium caudatum. Biol. Zentralbl. Bd. 30.

Klebs, G. (1899): Über die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena, G. Fischer.
— (1903): Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena, G. Fischer.
— (1904): Über Probleme der Entwicklung. III. Biol. Zentralbl. Bd. 24 p. 449—465, 481—501, 545—559, 601—614.
— (1917): Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. Bd. 37 p. 373—415.

Kofoid, C. A. (1921): Symposium on Fertilization. Anat. Rec. Vol. 20 p. 223—225.

Koltzoff, N. K. (1914): Über die Wirkung von H-Ionen auf die Phagocytose von Carchesium Lachmanni. Internat. Zeitschr. f. phys.-chem. Biol. Bd. 1.


Digitized by Google

Korschelt, E. (1917): Zum Wesen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung nebst Bemerkungen über ihre Beziehungen zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 117 p. 301—459.

Krapfenbauer, A. (1908): Einwirkungen der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von Hydra. Inaug.-Diss. München.

Le Dantec, F. (1897): La régénération du micronucleus chez quelques Infusoires ciliés. C. R. Ac. Sc. Paris T. 125.

Lipps, H. (1920): Experimentelle Untersuchungen über den Fortpflanzungswechsel bei Stylaria lacustris. Biol. Zentralbl. Bd. 40 p. 289—316.

Mc Clendon (1901): Protozoan studies. Journ. exper. Zool. Vol. 6.

Mast, S. O. (1916): The significance of conjugation and encystment in Didinium nasutum. Abstr. Americ. Soc. Zool. 14th ann. Meet.

Maupas, E. (1888): Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. zool. exp. et gen. T. 6.

— (1889): Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Ibid. 2. Ser. T. 6.

Metalnikow, S. (1919): L'immortalité des organismes unicellulaires. Ann. Inst. Pasteur T. 33.

Minot, C. S. (1908): The problem of age, growth and death. New York-London, Mc Millan Press.

— (1913): Moderne Probleme der Biologie. Jena, G. Fischer.

Nussbaum, M. (1887): Über die Teilbarkeit der lebenden Materie. Arch. mikr. Anat. Bd. 29.

Oppel, A. (1913): Explantation. Handwörterb. d. Naturwiss. Jena, G. Fischer.

Popoff, M. (1907): Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Suppl. p. 43—82.

— (1908): Die Gametenbildung und die Konjugation von Carchesium polypium L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 89 p. 478.

— (1909): Experimentelle Zellstudien. III. Über einige Ursachen der physiologischen Depression der Zelle. Arch. f. Zellforsch. Bd. 4 p. 1—43.

— (1915): Experimentelle Zellstudien. IV. Geschlechtsvorgänge, Parthenogenese (normale und künstliche) und Zellenverjüngung. Ibid. Bd. 14 p. 220—254.

Prandtl, K. (1906): Die Conjugation von Didinium nasutum O. F. M. Arch. f. Protistenk. Bd. 7 p. 229—258.

Prowazek, S. v. (1907): Die Sexualität bei den Protisten. Ibid. Bd. 9 p. 23—32.

Pütter, A. (1914): Die Chronologie des Zelltodes bei Warmblütern. Naturwissenschaften Bd. 2.

Schuster, R. W. (1913): Morphologische und biologische Studien an Naiden in Sachsen und Böhmen. Internat. Rev. f. Hydrobiol. Biol. Suppl. VI. Serie.

Slotopolsky, B. (1900): Zur Diskussion über die potentielle Unsterblichkeit der Einzelligen und über den Ursprung des Todes. Zool. Anz. Bd. 51.

Stolte, H. A. (1921): Untersuchungen über experimentell bewirkte Sexualität bei Naiden. Biol. Zentralbl. Bd. 41 p. 535—557.

— (1922): Experimentelle Untersuchungen über die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naiden. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Phys., Bd. 39 p. 151—194.

Weismann, A. (1882): Über die Dauer des Lebens. Jena, G. Fischer.

— (1892): Über Leben und Tod. Jena, G. Fischer.

Wladimirsky, A. P. (1916): Are the Infusoria capable of learning to select their food. (Engl. Summar einer russ. Abh.) Russ. Journ. of Zool. Vol. 1.

Digitized by Google

Woodruff, L. L. (1905): An experimental study on the life history of hypotrichous infusoria. Journ. exper. Zool. Vol. 2.

— (1908): The life cycle of Paramaecium when subjected to a varied environment. Amer. Natur. Vol. 42.

— (1909): Further studies on the life cycle of Paramaecium. Biol. Bull. Mar. Labor. Woods Hole Mass. Vol. 17.

— (1911): Two thousand generations of Paramaecium. Arch. f. Protistenk. Bd. 21.

— (1912): A five-year pedigreed race of Paramaecium without conjugation. Proc. Soc. exp. Biol. and Med. Vol. 9.

— (1912a): A summary of the results of certain physiological studies on a pedigreed race of Paramaecium. Bioch. Bull. Vol. 1.

— (1913): The effect of excretion products of Infusoria on the same and on different species with special reference to the protozoan sequence in infusions. Journ. exper. Zool. Vol. 14.

— (1914): So-called conjugating and non-conjugating races of Paramaecium. Ibid. Vol. 16.

— (1921): Micronucleate and amicronucleate races of Infusoria. Ibid. Vol. 34 p. 329—337.

— (1921a): The present status of the long-continued pedigree culture of Paramaecium aurelia at Yale University Proc. nat. Ac. Sci. Vol. 7 p. 41—44.

Woodruff, L. L. & Baitsell (1911): The reproduction of Paramaecium aurelia in a constant culture medium of beef extract. Journ. exper. Zool. Vol. 11.

— — (1911a): Rhytms in the reproduction activity of Infusoria. Ibid. Vol. 11.

— — (1911b): The temperature coefficient of the rate of reproduction of Paramaecium aurelia. Amer. Journ. of Phys. Vol. 29.

— & Rh. Erdmann (1914): A normal periodic reorganization process without cellfusion in Paramaecium. Journ. exper. Zool. Vol. 17 p. 425—502.

— & H. Spencer (1921): The survival value of conjugation in the life history of Spathidium spathula. Proc. Soc. exp. Biol. and Med. Vol. 18 p. 303—304.

— — (1921a): The early effects of conjugation on the division rate of Spathidium spathula. Ibid.

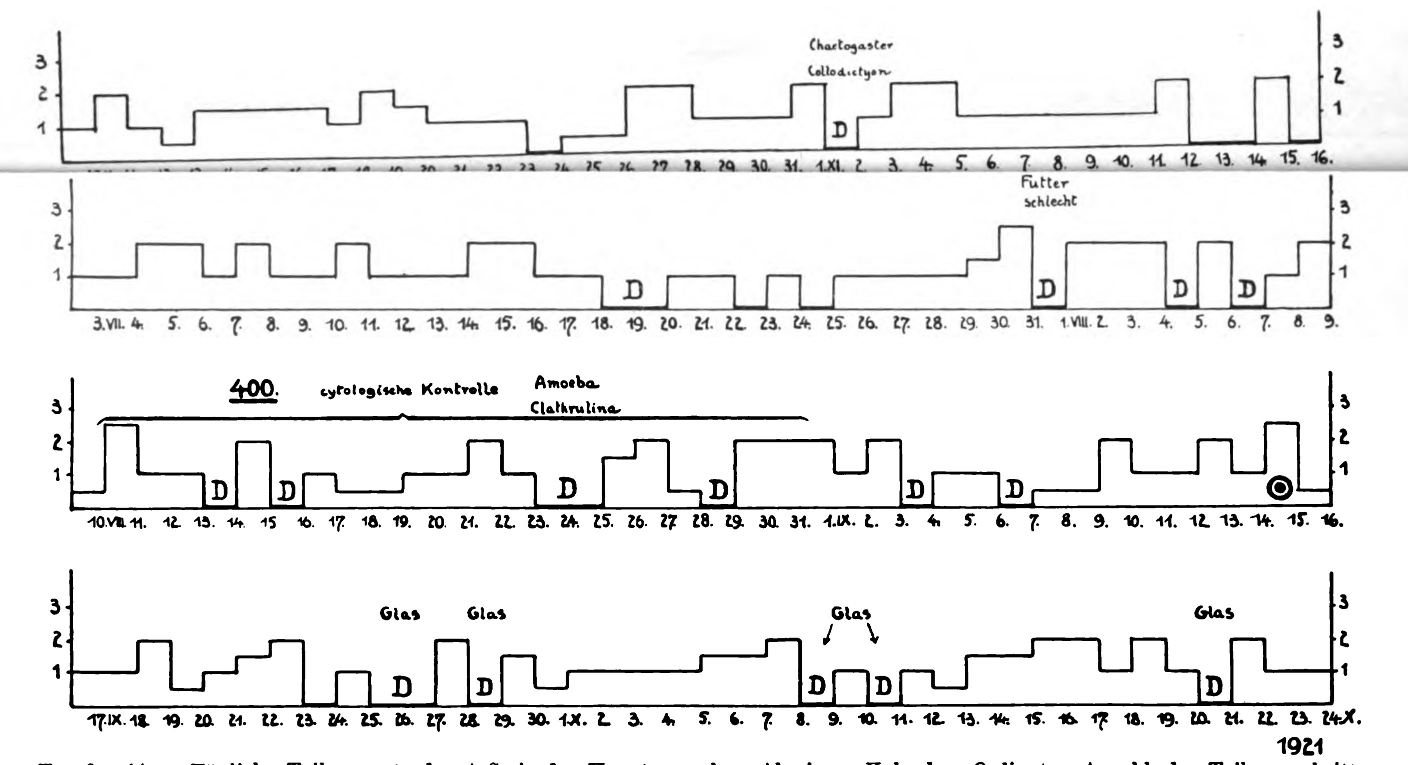
— — (1924): Studies on Spathidium spathula. II. The significance of conjugation. Journ. exper. Zool. Vol. 39 p. 133.

Young, R. T. (1917): Experimental induction of endomixis in Paramaecium aurelia. Journ. exper. Zool. Vol. 24 p. 35—54.

— (1918): The relation of rhytms and endomixis, their periodicity and synchronism in Paramaecium aurelia. Biol. Bull. of the Mar. Labor. Woods Hole Vol. 35.

Zweibaum, J. (1912): La conjugaison et la différenciation sexuelle chez les Infusoires. V. Les conditions nécessaires et suffisantes pour la conjugaison de Paramaecium caudatum. Arch. f. Protistenk. Bd. 26.


Digitized by Google



Textfig. 11 a. Tägliche Teilungsrate der A-Serie des Hauptversuchs. Abszisse: Kalender; Ordinate: Anzahl der Teilungsschritte pro Tag. D: Depression. Mit darüber stehendem Tiernamen sind die Tage bezeichnet, an denen gleichzeitig mit der Depression bei *Actinophrys* bei anderen Versuchsorganismen Depressionen auftraten; ebenso etwaige festgestellte schädigende Faktoren. ⊙ bedeutet, daß in einer abgezweigten Kultur die Befruchtung normal verfolgen ist

Digitized by Google

Digitized by Google

Tafelerklärung.

Tafel 14. Depression und Degeneration.

Fig. 1. Normales, lebenskräftiges Tier aus KNOP 0,05 *Gonium*-Kultur, nach dem Leben. Vergr. 650 fach.

Fig. 2. Anfangsstadium der Depression; nach dem Leben. Vergr. 650 fach.

Fig. 3. Desgl. nach Präparat (Flemming, 5 μ Paraffinschnitt, Eisenhämatoxylin). Vergr. 1300 fach.

Fig. 4. Vorgeschrittenes Depressionsstadium mit beginnender Atrophie, nach Schnittpräparat (Technik wie Fig. 3). Vergr. 1300 fach.

Fig. 5. Atrophische Zwergform aus KNOP 0,05-*Gonium*-Kultur, nach dem Leben. Vergr. 650 fach.

Fig. 6. Degenerationsstadium aus KNOP 0,05 - *Gonium*-Kultur (Flemming, 5 μ Paraffinschnitt, Eisenhämatoxylin). Vergr. 1300 fach.

Tafel 15.

Mikrophotographien lebender Tiere zum Teil in der Kulturschale selbst (alle mit Ausnahme von Fig. 8, 9, 10), zum Teil zwischen Deckglas und Objektträger photographiert. Vergr. 100 fach.

Fig. 7. Depressionsstadien in Atrophie.

Fig. 8. Depressionsstadien, rechts Übergang zur Degeneration.

Fig. 9. Degenerationsstadien.

Fig. 10. Desgl., oberhalb der Mitte ein absterbendes Individuum (ohne Pseudopodien).

Fig. 11—16. Aufnahme verschiedener Zonen ein und derselben Kultur (A II 707 v. 1. VI.) 9 Tage nach der Anlage.

Fig. 11. Lichtrand.

Fig. 12—14. Aufeinanderfolgende Zonen zwischen Lichtrand und Schalenmitte

Fig. 15. Schalenmitte.

Fig. 16. Stelle zwischen der Schalenmitte und dem dem Licht abgekehrten Rand der Kulturschale.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Berlin-Dahlem,
Abteilung Prof. Dr. M. HARTMANN.)

Untersuchungen über Acanthocystideen.

Von
Curt Stern.

(Hierzu 20 Textfiguren und Tafel 16—20.)

Inhaltsübersicht.

Digitized by Google

A. Einleitung.

Im Jahre 1896 erschien in den Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft eine bedeutsame Mitteilung: Über das Zentralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Zentrosomenfrage. SCHAUDINN legte hierin dar, daß in der Gruppe derjenigen Heliozoen, die in ihrer Mitte ein stark lichtbrechendes Korn besitzen, von dem die Achsenfäden der Pseudopodien ausstrahlen, dieses Zentralkorn, bei der mit der Plasmateilung verbundenen mitotischen Kernteilung sich völlig homolog dem Zentrosom einer Metazoenzelle betätige.

Dies war das eine, in den folgenden Jahren am meisten zitierte und erörterte Ergebnis der SCHAUDINN'schen Untersuchung. Außer dieser bei der Zweiteilung vor sich gehenden Mitose beschrieb SCHAUDINN noch eine Knospung der *Acanthocystidea*, bei der die Kernteilung direkt sein sollte und sich ohne Beteiligung des Zentralkorns abspielte. Eine Folge dieser Art der Fortpflanzung ist, daß die sich vom Muttertier abschnürenden Knospen nicht im Besitze eines Zentralkorns sind. Nach einer bemerkenswerten Metamorphose — Auftreten eines Amöben- oder Flagellatenstadiums — entsteht aus dem Kern, wie im Leben beobachtet werden konnte, ein neues Zentralkorn. Trotz der erwähnten großen Beachtung, die die Untersuchungen SCHAUDINN's fanden, sind unsere Kenntnisse über diese Heliozoen in den drei Jahrzehnten, die seit dem Erscheinen der SCHAUDINN'schen Mitteilung bald vergangen sind, fast gar nicht bereichert worden. Die einzige Arbeit, die sich mit der Cytologie der Süßwasseracanthocystideen beschäftigte, ist die von KEYSSELITZ (1908), die, auf einer Durchsicht der SCHAUDINN'schen Präparate fußend, jedoch kaum etwas Neues beibringen konnte. Eine Nachuntersuchung und Erweiterung der Ergebnisse SCHAUDINN's mußte aber um so notwendiger erscheinen, als seine Untersuchung nur eine vorläufige Mitteilung darstellte, der die ausführliche Arbeit, auf die er verwies, nicht gefolgt ist.

Die Aufgabe dieser Arbeit war, nach einer Ergänzung der Beobachtung über die Zweiteilung, vor allem die im Gefolge der Knospung auftretenden Vorgänge zu untersuchen. Leider konnte gerade der zweite wichtige Teil der Aufgabe nicht erfüllt werden; denn es ist mir nicht gelungen, Knospungsstadien zu erlangen. Weder in der Natur wurden sie angetroffen, noch vermochte ich sie durch äußere Bedingungen wie Hunger, Temperaturwechsel, Änderung der

Digitized by Google

Nährlösung, schroffen Wechsel der verschiedenen Einflüsse u. ä. auszulösen. Da jedoch eine oberflächliche Untersuchung der Zweiteilung ein überraschendes Ergebnis zutage förderte, erschien es lohnenswert, diesem Teil der gestellten Aufgabe allein die folgende Arbeit zu widmen.

Die Untersuchungen wurden im Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie, Abteilung Prof. M. Hartmann, angestellt. Für das Interesse, das Herr Prof. Hartmann meiner Arbeit entgegenbrachte, sowie für die vielfache Anregung und Förderung jeder Art, die mir durch ihn zuteil wurde, danke ich auch hier Herrn Prof. Hartmann von ganzem Herzen.

Ferner bin ich Herrn Priv.-Doz. Dr. V. Jollos für seine Anteilnahme und zahlreichen Ratschläge zu Dank verpflichtet.

Ganz besonders bin ich auch Herrn Priv.-Doz. Dr. Bělař dankbar, der meiner technischen wie theoretischen Ausbildung in der Cytologie und Protistologie viele Stunden auf das freundlichste geopfert hat.

B. Material und Untersuchungsmethode.

Das Ausgangsmaterial entstammte teilweise (*A. aculeata* Stamm I, *Astrodisculus*) einer *Hydrodictyon*-Kultur, die Herrn Prof. Hartmann aus dem Wiener Botanischen Garten für anderweitige Untersuchungen gesandt worden war, zum Teil (*A. aculeata* Stamm II und III, *A. myriospina*) aus Gewässern der Umgegend Berlins. Zur Auffindung von *A. aculeata* ist die Beobachtung vielleicht von Wert, daß außer der „Wiener“ Kultur ein Stamm der „Berliner“ *Acanthocystis* sich ebenfalls an *Hydrodictyon* befand; dies beruht wohl darauf, daß sowohl *Hydrodictyon* als auch *Acanthocystis* ähnliche Existenzbedingungen benötigen. — Sämtliche untersuchten Stämme stellen Klone dar.

Die Kultur der Acanthocystideen wurde nach der von Herrn Prof. Hartmann und Herrn Dr. Bělař ausgearbeiteten Technik vorgenommen. Als Zuchtgefäße dienten Uhrschälchen aus Jenenser Glas, als Kulturmedium Benecke-Nährlösung von $\frac{1}{1142}$ m, der z. T. 0,005 % Natriumsilikat beigesetzt war. Als Futter wurde *Chlorogonium euchlorum* Ehrbg., auf Knop oder Torfagar rein gezogen, geboten. Auf die genaue Darstellung der Kulturmethode kann ich verzichten, da sie ausreichend bei Hartmann (1921) und besonders Bělař (1922) geschildert ist. Nur auf eines will ich noch eingehen. Die von mir untersuchten Formen außer *A. myriospina* pflegen auf

Digitized by Google

einer Unterlage außerordentlich festzuhaften. Daher wurden in die Schälchen beim Beginn der Kultur peinlichst gesäuberte Deckgläser (Reinigung: Chromschwefelsäure gründliches Abspülen mit heißem Wasser, kochend in Aqua dest.) gelegt, auf die die Tiere sich setzten. Ist eine solche Kultur mehrere Tage alt, so daß wegen der starken Vermehrung Platzmangel eintritt, oder läßt man sie hungern, so begeben sie sich von der Unterlage fort und schweben frei umher. Diese Tiere werden mit einer Pipette aufgesogen, auf ein trockenes Deckglas mit einem Tropfen Benecke-Lösung gebracht und gut gefüttert einige Stunden, gegebenenfalls über Nacht, in einer feuchten Kammer aufbewahrt. Dann haben sich alle Tiere wieder festgeheftet und das Deckglas kann jetzt in ein mit Benecke-Lösung gefülltes Kulturschälchen gebracht werden.

Durch das Festheften der Tiere war die Herstellung der Präparate sehr erleichtert. Man brauchte nur die Deckgläser mit einer Pinzette herauszuheben und mit der Schichtseite auf die Fixierungsflüssigkeit fallen zu lassen, bzw. diese mit einer Pipette auf das mit der Schichtseite nach oben gelegte Deckglas zu tropfen. Außer diesen hauptsächlich angefertigten Totalpräparaten wurden auch Schnitte untersucht. Dazu wurden die Tiere aus älteren Kulturen von den Gefäßwänden nach Ausgießen des größten Teils der Benecke-Lösung mit einem scharfen Skalpell abgekratzt und mit einer Pipette in die Fixierungsflüssigkeit gespritzt. Die Weiterbehandlung bis zum Einbetten geschah in der Zentrifuge (vgl. Bělař 1922). Auch von *A. myriospina*, die sich, wie erwähnt, nicht festsetzt, wurden Schnitte und Totalpräparate hergestellt, und zwar diese indem Färbung, Differenzierung und Entwässerung in der Zentrifuge vor sich gingen, und aus dem Xylol dann mit der Pipette die Tiere in einen auf den Objektträger vorbereiteten Ring aus Canadabalsam gebracht wurden.

Fixiert wurde hauptsächlich mit starker Flemming'scher Lösung; ebensogut erwies sich das Herrmann'sche Gemisch. Sublimat-Eisessig-Alkohol erzeugte häufiger (nicht durchweg!) Schrumpfung, besser war Sublimat-Eisessig-abs. Alkohol. Bouin'sches Gemisch und Pikrinessigsäure nach Boveri waren wenig befriedigend. *A. myriospina* ließ sich aus später zu zeigenden Gründen sehr schwer fixieren. Am besten wirkte hier Sublimat-Eisessig ohne Alkohol (7 g Sublimat, 5 ccm Eisessig, 100 ccm aqu. dest.). Gefärbt wurde in der Hauptsache mit Safranin-Lichtgrün, das bei weitem die klarsten Bilder gab; außerdem mit Hämalaun (sauer, nach Mayer), Eisenhämatoxylin (nach Heidenhain; eventuell Nachfärben mit Säure-

Digitized by Google

fuchsin), Hämatoxylin (nach Ehrlich), Manns-Gemisch, Giemsa-Lösung, Biondi-Gemisch.

Schließlich ist noch eines zu bemerken: Um Totalpräparate mit Eisenhämatoxylin klarer darzustellen, wurden eine Zeitlang die Deckgläser mit den anhaftenden Tieren vor dem Fixieren mit der Schichtseite auf einen Objektträger gelegt, von einer Seite die Kulturflüssigkeit mit Fließpapier ziemlich stark weggesogen und dann von der anderen Seite das Fixierungsmittel zugesetzt. Hierdurch wurde eine Pressung der Tiere erzeugt. Dieses Verfahren fand auch bei anderer Färbung Anwendung. Später kam ich hiervon ab, da die Safranin-Lichtgrünfärbung auch so sehr klare Bilder gab. Bei Abbildungen, die nach „gepreßten" Präparaten hergestellt sind, ist dies stets ausdrücklich vermerkt.

C. Der Einfluſs der Wasserstoffionenkonzentration auf das Gedeihen von *Acanthocystis aculeata* Hertwig und Lesser.

Das Hauptobjekt der Untersuchung stellte *Acanthocystis aculeata* Hertwig u. Lesser dar; auch Schaudinn machte hieran vor allem seine Studien. Es standen mir von dieser Form drei verschiedene Stämme zur Verfügung, die sich in der Hauptsache durch ihre durchschnittliche Größe unterschieden. Der Mittelwert der Durchmesser ($M \pm 3\,m$) einschließlich der tangentialen Skeletthülle betrug ($n = 100$): Stamm I $30 \pm 1{,}03\,\mu$ ($\sigma = 3{,}43$), Stamm II $26{,}78 \pm 0{,}91\,\mu$ ($\sigma = 3{,}03$), Stamm III $34{,}12 \pm 1{,}36\,\mu$ ($\sigma = 4{,}53$).[1] Weiterhin ist die — wiederum durchschnittliche — Dicke der tangentialen Nadelschicht bei Stamm II bedeutend geringer als den beiden anderen Stämmen; sie bildet hier gewöhnlich nur ein bis zwei Nadellagen. Drittens zeigt Stamm II geringe, später zu schildernde Abweichungen von den Stämmen I und III bei der Teilung. Schließlich besteht noch ein physiologischer Unterschied: Bei der Zucht in siliciumfreier Benecke-Lösung gehen in mehr als 95 Proz. der Fälle die Angehörigen des Stammes II ein, während die der Klone I und III in etwa 50 Proz. gediehen. Nach dieser

[1]) Die Größenunterschiede der Tiere innerhalb desselben Klones beruhen hier auf Ernährungsmodifikationen. Da allgemein aus der freien Natur erbeutete Organismen sich sehr häufig unter schlechten Ernährungsbedingungen befinden, wird ihre Größe unterhalb des Durchschnitts liegen, den man aus reichlich gefütterten Kulturen gewonnen hat.


Digitized by Google

Darstellung stehen sich also Stamm I und III in ihrem Verhalten näher als Stamm II zu einem der beiden. Ob wir es hier mit erblichen Verschiedenheiten zu tun haben, oder ob es sich bei den Verschiedenheiten um Dauermodifikationen handelt, läßt sich nicht entscheiden. Stamm I und II beobachte ich seit fast einem Jahre, eine Zeit, die, bei dem Fehlen jeglicher sexueller oder eventuell ähnlich wirkender Vorgänge nicht lange genug erscheint, Dauermodifikationen durch ihr Abklingen kenntlich zu machen. Stamm III besitze ich erst kürzere Zeit.

Wie schon bemerkt, züchtete ich die Tiere sowohl in einer Benecke-Lösung, die Natriumsilikat enthielt, als auch in siliciumfreier Lösung. In dieser bilden die Tiere keine Skelettelemente aus, ein Zeichen, daß das vom Glase durch die Kulturflüssigkeit gelöste Silicium den Bedarf nicht deckt.[2]) In der Si-freien Lösung konnten die Tiere — ich beziehe mich hier und in der Folge nur auf Stamm I — ununterbrochen monatelang gezüchtet werden.

Es war erwähnt worden, daß die Kulturen von *Acanthocystis aculeata*, die in einer $\frac{1}{1142}$ m Benecke-Lösung gezüchtet wurden, der 0,005 % Natriumsilikat zugesetzt war, sämtlich gut gediehen, während von den Kulturen, deren Zucht in nicht modifizierter Benecke-Lösung erfolgte, nur ein bestimmter Prozentsatz sich entwickelte, der Rest dagegen einging. Worauf beruht das verschiedene Verhalten in der siliciumfreien und in der siliciumhaltigen Kulturflüssigkeit? so fragen wir erstens. Und zweitens: warum reagieren auch die Kulturen in der Si-freien Lösung nicht einheitlich?

Die Antwort auf die erste Frage scheint einfach zu sein. Wenn man Organismen die Möglichkeit nimmt, einen charakteristischen Lebensprozeß, wie es die Ausscheidung spezifisch geformter Kieselsäureteile darstellt, auszuführen, so erscheint es verständlich, daß sie weniger kräftig sind. Dagegen spricht jedoch schon, daß die Si-freien Kulturen, die überhaupt gedeihen, ebenso widerstandsfähig sind, wie die Si-haltigen. Die Lösung des Problems liegt aber in einer ganz anderen Richtung: Gewöhnliche Benecke-Lösung hat nämlich eine Wasserstoffionenkonzentration $p_H = 7{,}0$, während sie

---

[2]) Die Skeletthülle wird schon bei einem Zusatz von nur $\frac{1}{9780}$ m Natriumsilikat in normaler Dicke gebildet. Wenn das Minimum der Silikatkonzentration für die Ausbildung der Kieselnadeln der Spongien etwa bei derselben oder einer wahrscheinlich sogar höheren Konzentration liegt, bestehen für die Ausführung von Experimenten über die Nadelbildung der Kieselschwämme nicht solche Schwierigkeiten, wie P. Schulze (1923), Arch. f. Zellforschung, Bd. 17, glaubt.


Digitized by Google

nach Zusatz von 0,005 % Natriumsilikat infolge hydrolytischer Dissoziation den Wert pH = 8,1 besitzt. Es könnte demnach die Wirkung der beiden Kulturmedien nicht auf einem spezifischen Einfluß des Siliciums, sondern auf der veränderten H-Ionenkonzentration beruhen.

Folgende Versuche beweisen nun die Bedeutung der H-Ionenkonzentration und die Bedeutungslosigkeit des Si für das Gedeihen der *Acanthocystis aculeata*:

1a. Kulturen in frisch hergestellter gewöhnlicher Benecke-Lösung gehen sämtlich zugrunde. (pH = 7,0.)

1b. Kulturen in gewöhnlicher Benecke-Lösung, deren OH-Ionengehalt durch Zusatz von Na_2CO_3 dem einer 0,005 % natriumsilikathaltigen Lösung gleichgemacht wird, gedeihen sehr gut. (pH = 8,1.)

2a. Kulturen in 0,005 % natriumsilikathaltiger Benecke-Lösung gedeihen sehr gut. (pH = 8,1).

2b. Kulturen in 0,005 % natriumsilicathaltiger Benecke-Lösung, deren H-Ionenkonzentration durch Zusatz von KH_2PO_4 derjenigen einer gewöhnlichen frisch hergestellten Benecke-Lösung gleichgemacht wird, gehen sämtlich zugrunde. (pH = 7,0.)

Gleiche H-Ionenkonzentration hat also gleiche Wirkung, das Vorhandensein oder das Fehlen von Kieselsäure in der Lösung ist ohne Einfluß.

Unsere erste Frage ist damit beantwortet: Das verschiedene Verhalten in den verschiedenen Lösungen beruht auf der veränderten H-Ionenkonzentration.

Dies gilt auch für die zweite Frage. Wenn die Kulturen in gewöhnlicher Benecke-Lösung einmal gedeihen, ein andermal zugrunde gehen, so haben wir in beiden Fällen gar nicht dieselbe Lösung vor uns. Bekanntlich gibt nämlich das Glas der Gefäße, in denen die Nährlösungen aufbewahrt werden, Alkali ab. Frisch hergestellte Benecke-Lösung mit ihrer H-Ionenkonzentration pH = 7,0 wirkt daher schädlich; wird aber mehrere Tage alte Lösung verwendet, so ist ihr OH-Ionengehalt hoch genug, um *Acanthocystis aculeata* die Existenz zu ermöglichen. (Die Wasserstoff-Ionenkonzentration wurde hier auf pH = 7,4 bestimmt.) Schwächt man den OH-Ionengehalt der Si-haltigen Flüssigkeit nur soweit ab, daß er dem einer alten gewöhnlichen Benecke-Lösung entspricht, so bleiben die Tiere auch hier am Leben. Unsere oben (S. 440) angeführten Zahlen über den Prozentsatz in Si-freier Benecke-Lösung absterbender Kulturen sagen also biologisch absolut nichts aus, sie geben nur den Prozentsatz der frisch benutzten Benecke-Lösungen

Digitized by Google

zu den älteren, ein neues Beispiel, wie wenig Bedeutung eine rein statistische Untersuchung haben kann. Daß die Zahlen für verschiedene Stämme verschieden sind, zeigt, daß das Minimum der H-Ionenkonzentration für jeden Stamm an anderer Stelle liegt.

Es ist gewiß bemerkenswert, daß das Fehlen der Kieselsäure, entgegen der oben erwähnten Ansicht, gar keinen Einfluß auf das Gedeihen der *Acanthocystis* hat. So ist z. B. auch die Teilungsrate in der Si-freien, alkalisierten Lösung völlig gleich der in der Sihaltigen, wie umfangreiche Zählungen zeigen. Wenn demgegenüber bei anderen Organismen, wie z. B. Diatomeen (Richter), die Notwendigkeit der Kieselsäure gezeigt werden konnte, so ist das vermutlich nicht auf stoffwechselphysiologische Prozesse zurückzuführen, sondern auf mechanische Einflüsse, die das Fehlen des Kieselsäurepanzers bei diesen von der Kugelgestalt abweichenden Formen mit sich bringt.

D. Bau und Teilung der Acanthocystideen.

I. Spezieller Teil.

1. Bau und Lebensweise von *Acanthocystis aculeata.*

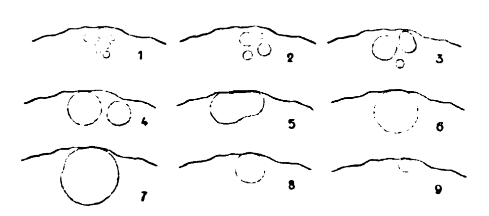
Acanthocystis aculeata (Taf. 16 Fig. 1, 2)[1]) ist im freischwebenden Zustande eine völlig kugelige Form, festgesetzt dagegen an der dem Substrat anhaftenden Stelle etwas abgeplattet. Die zahlreichen Axopodien sind außerordentlich zart und können den Radius des Tieres bis fünfmal übertreffen. Sie stellen glatte, homogen erscheinende Stäbe dar, denen in Abständen von 2 bis 5 μ einzelne Körnchen ansitzen, die im allgemeinen keine oder nur äußerst langsame Bewegung zeigen (was übrigens nicht eine Strömung des die Achsenfäden umgebenden Plasmas ausschließt).

Die Axopodien biegen sich elastisch, wenn beispielsweise ein Beutetier gegen sie anstößt. Bei der Fixierung gehen sie gewöhnlich verloren, nur kurze Reste bleiben häufig sichtbar. Dies letzte beruht, ebenso wie die Tatsache, daß die Axopodien bei Reizung des Tieres nur etwas bis zur Höhe der radialen Nadelspitzen zurückgezogen werden, sicher damit in kausalem Zusammenhange steht, auf dem Vorhandensein einer völlig durchsichtigen, fast ausschließlich durch Tusche sichtbar zu machenden Gallertschicht (in Taf. 16 Fig 2 ist

[1]) Sämtliche Abbildungen, bei denen nicht das Gegenteil vermerkt ist, beziehen sich auf Stamm I.


Digitized by Google

ein Teil schwach gefärbt). Diese Schicht ist verschieden breit, manchmal kaum über die tangentiale Skelettschicht hinausreichend, ein ander Mal den Radius des Tieres übertreffend; dies besonders bei Formen in Si-freier Umgebung. Durch ihr Vorhandensein wird auch die eigenartige Weise der Nahrungsaufnahme und Defäkation verständlich, über die später berichtet werden wird. Über die Skelethülle ist den Angaben HERTWIG's und LESSER's nur hinzuzufügen, daß die radialen, mit einem Fußplättchen versehenen Nadeln nicht selten in der Nähe ihrer Basis höckerige Unebenheiten aufweisen. Die Bildung der Nadeln erfolgt im Plasma ohne nähere — örtliche — Beteiligung des Kerns, wie dies auch ZUELZER bei *Wagnerella* festgestellt hat. Wenn ich die Nadeln erkenen konnte, hatten sie stets schon die definitive Gestalt. Die tangentialen Elemente finden sich in der äußersten Plasmaschicht, aus der sie dann in tangentialer Richtung in das vorhandene Skelett eingefügt werden, während die radialen Nadeln auch radial im Plasma entstehen, mit ihrer Fußplatte bis in die Nähe des Zentralkorns reichend und in Richtung ihrer Längsachse nach außen geschoben werden. Dort liegen sie oft den tangentialen Kieselelementen nur oberflächlich auf und werden in ihrer Lage wohl nur durch die erwähnte Gallertschicht festgehalten. Der Zusammenhang der tangentialen Nadeln wird entweder auch durch sie bewirkt, oder, was wahrscheinlicher ist, durch eine besondere Substanz, die diese Skeletteile miteinander verklebt; denn das tangentiale Gefüge bleibt auch nach dem Tode eines Tieres oft längere Zeit erhalten, während die Stacheln abfallen. Dies widerlegt auch außer anderen Anzeichen die Vermutung, daß das Protoplasma sich als Kittsubstanz betätigt. — Das Plasma selbst zerfällt bekanntlich in eine Rinden- und eine Markschicht. Jedoch sind die Grenzen dieser Schichten sehr unscharf und häufig macht sich gar keine Sonderung bemerkbar. Im Ektoplasma findet die Verdauung statt. Hier befinden sich auch die in der Mehrzahl vorhandenen kontraktilen Vakuolen. Die sich entleerende Vakuole ist entstanden aus der Vereinigung kleinster Tropfen zu größeren, die schließlich auch zusammenfließen (Textfig. A 1—5). Dabei läßt sich aus der allmählichen Abkugelung der verschmelzenden Tropfen auf die



Textfig. A. *Acanthocystis aculeata.* Kontraktile Vakuole in neun Stadien. (Nach dem lebenden Objekt.) 1350fach.

Digitized by Google

Viskosität der Vakuolenwand ein Rückschluß ziehen (Textfig. A 5, 6). Die Entleerung erfolgt langsam, ruckweise (Textfig. A 7—9). Die Frequenz betrug durchschnittlich 30—50 Sek., schwankt aber noch in bedeutend größeren Zwischenräumen, auch bei ein und derselben Vakuole. An der Grenze zwischen Rinden- und Markschicht liegt der Kern, gewöhnlich bis an die Oberfläche des Tieres heranreichend. Er ist begrenzt von einer doppelt konturierten Kernmembran, die im Leben selten, aber dann auch deutlich zu sehen ist. Der Außenkern erscheint im Leben völlig homogen. Im fixierten Präparat gewahrt man manchmal einige sehr schwach gefärbte Körner (Taf. 18 Fig. 16), sonst ist er auch hier homogen. Alveoläre Strukturen halte ich für Artefakte. Sie treten besonders nach Sublimatfixierung, auch nach Pressung auf.[1]) Der Kern befindet sich fast stets an der Anheftungsstelle des Tieres, liegt also bei den am Deckglas haftenden Acanthocystideen über dem Zentralkorn bei der Betrachtung eines Präparates. Das Caryosom erscheint homogen, höchstens durch eine oder mehrere Vakuolen unterbrochen. Es zeigt auch im Leben um sich eine schmale hellere Zone. Das Caryosom ist kugelig oder schwach zum Zentralkorn hin ausgezogen; der ganze Kern stellt meist einen Kegel dar, der mit der Spitze auf das Zentralkorn gerichtet ist. Manchmal sind sowohl Kern wie Caryosom wurstförmig.

Bei der Beschreibung der Markschichtstrukturen gehen wir am besten von innen nach außen vor. In der Mitte liegt, wie der Name besagt, das Zentralkorn. Es stellt im Leben eine Hohlkugel mit ziemlich dicker Wand dar. Sehr häufig sieht man in seinem Zentrum, sofern das Zentralkorn überhaupt deutlich zu sehen ist, noch ein Körnchen, das wir Binnenkorn nennen wollen. Im fixierten Präparat ist meist das ganze Zentralkorn einheitlich gefärbt, so daß das Binnenkorn unsichtbar ist. Hin und wieder, auch in allen Stadien der Kernteilung, kann man es hier ebenfalls beobachten und zwar, abgesehen von gepreßten Individuen, besonders nach Biondi-Färbung. Von dem Zentralkorn gehen, wie schon Greeff und besonders F. E. Schulze (1874) festgestellt hat, die Achsenfäden der Axopodien aus. Sie sind im Leben und im Präparat in den meisten Fällen nur innerhalb der Markschicht zu verfolgen. In günstigen Fällen kann man sich jedoch einwandfrei von ihrem kontinuierlichen Übergang in die Axopodien

---

[1]) Auch den Figuren 1 und 2 der Tafel 16 liegen gepreßte Individuen zugrunde. Erstens, da sie alle Strukturen deutlicher zeigen als ungepreßte oder Schnitte — als Kunstprodukt möchte ich nur die erwähnte Außenkernstruktur ansprechen, — zweitens, dies gilt besonders für Fig. 2, weil der Kern in die Ebene des Zentralkorns gedrückt ist.


Digitized by Google

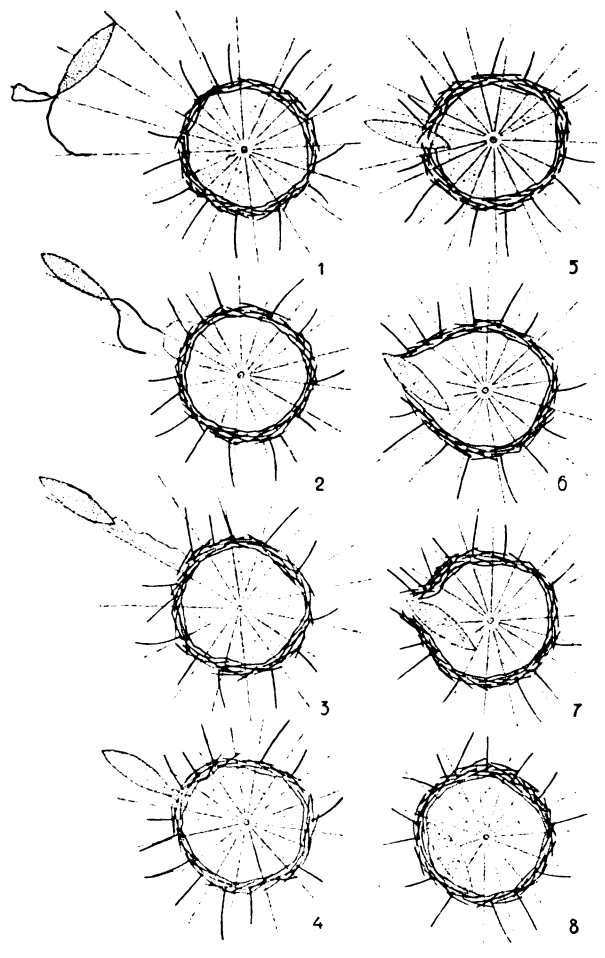
überzeugen, z. B. wenn ausnahmsweise die Rindenschicht fast ganz von großen Vakuolen erfüllt ist. Daß die Achsenfäden innerhalb der Pseudopodien einen festen Aggregatzustand besitzen, ist sicher; denn da die umhüllende Plasmaschicht, wie die Körnchenströmung zeigt, flüssig ist, bleiben sie als einzige formgebende Struktur übrig. Auch ein Stück innerhalb des Plasmas müssen sie fest sein, um die Pseudopodien dort zu „verankern". Man sieht das auch daran, daß die Achsenfäden wie Säulen durch die erwähnten Vakuolen des Ektoplasmas hindurchgehen. Da nun morphologisch sich bis in die Nähe des Zentralkorns keine Unterschiede in dem im Plasma gelegenen Teil der Achsenfäden zeigen, spricht alles dafür, daß sie in ihrem ganzen Verlauf fest sind. Sowohl im Leben als auch fixiert und gefärbt, erscheinen die Achsenfäden heller als das umgebende Plasma im Gegensatz zu *Actinophrys* und anderen Formen. Um das Zentralkorn erstreckt sich eine mehr oder weniger breite Zone homogenen Plasmas. In ihr ist der Verlauf der Achsenfäden nur schwer erkennbar. Sie wird begrenzt durch eine unregelmäßig gekörnelte Schicht, deren Einzelbrocken sich manchmal sehr stark mit Eisenhämatoxylin färben (Taf. 18 Fig. 38). Oft jedoch fehlen diese Gebilde, und die Zone zeichnet sich dann um so deutlicher dadurch aus, daß die hellen Achsenfäden sich scharf von den fast ebenso schmalen, dunklen endoplasmatischen Zwischenräumen abheben, so eine feine Strichelung hervorrufend (Taf. 16 Fig. 3, 4 u. a.).[1]) Auf diese Schicht folgt noch einmal eine hellere und schließlich die äußerste wieder dunkle Markzone. Diese Schichtenfolge läßt sich bis auf die beiden zuletzt erwähnten Zonen leicht in der von *Wagnerella* Mereschk. wiedererkennen. Sie scheint im Prinzip allen Acanthocystideen zuzukommen.

Damit wäre der Bau unserer Form beschrieben. Nur noch etwas über die Nahrungsaufnahme und Defäkation. Jene erfolgt nicht einfach dadurch, daß die Körnchenströmung der Axopodien die Beute zum Plasmaleib führt, wie dies bei den *Actinophrydea* der Fall ist. Hierzu würden die zarten Axopodien wohl gar nicht in der Lage sein, außerdem stellt die, wenn auch sehr feine Gallerthülle ein Hindernis dar. Die Aufnahme der Nahrung *(Chlorogonium)* erfolgt vielmehr so (Textfig. B): Ist das Flagellat an die Axopodien gestoßen, so klebt es bald, besonders mit den Geißeln, fest (1). Eine mäßige Körnchenströmung stellt es etwa in die Richtung eines

[1]) Diese dunklen Streifen zwischen den Achsenfäden beschrieb Kryßelitz (1908) fälschlich als „Fußplatten" derselben.

Digitized by Google

Radius der *Acanthocystis* ein (2). Nun schiebt sich zwischen den tangentialen Nadeln, diese ungehindert liegen lassend, ein außerordentlich zartes, hyalines, loboses Pseudopodium tastend vor (2).



Textfig. B. *A. aculeata.*
Nahrungsaufnahme in acht Stadien (nach dem lebenden Objekt). Pseudopodien nicht in ganzer Länge gezeichnet. Si. Vergr. 1350fach. [1])

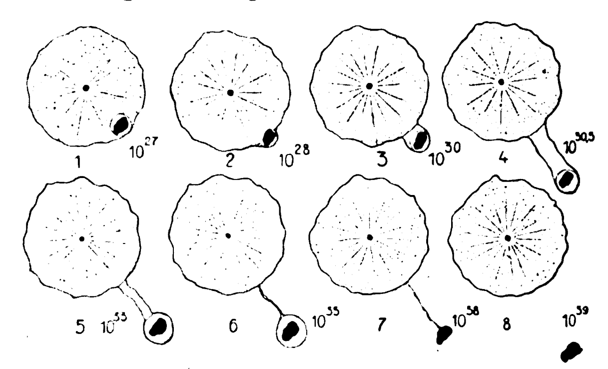
Es ergreift die Beute und zieht sie bald in das Tier hinein (3—5). Dabei bohrt es das *Chlorogonium* erst zwischen den Nadeln durch (5), dann aber quillt das Plasma der *Acanthocystis* breit hervor, die

[1]) Für die Textfiguren gelten dieselben Abkürzungen wie für die Tafelabbildungen (s. S 489).


Digitized by Google

Nadeln zur Seite drängend (6), und in kurzer Zeit liegt die Beute, etwa eine Sehne im kreisrunden Querschnitt des *Heliozoon* bildend, völlig eingeschlossen da (7, 8). Es kommt übrigens auch vor, daß zu große Futtertiere aufgenommen werden. Sie werden dann sofort oder in kurzer Zeit auf dem Wege, auf dem sie hineingelangt sind, wieder zurückbefördert oder sie werden in derselben Richtung weitergeschoben, so daß diese Beute das Plasma des Heliozoons ganz durchquert.

Die Defäkation geschieht auf entsprechende Weise (Textfig. C). Die in einer Vakuole liegenden bräunlichen Überreste der Chlorogonien werden in der Vakuole an der Spitze eines ebenso hyalinen Lobopodiums wie das der Nahrungsaufnahme nach außen befördert und dort nach Zurückfließen des Plasmas unter deutlichem Platzen der Vakuole liegen gelassen. Häufig werden sie dann noch durch die Plasmaströmung der Axopodien weiter vom Tiere fortbewegt.



Textfig. C. *A. aculeata.*
Defäkation in acht Stadien (nach dem lebenden Objekt). Nadeln und Pseudopodien nicht eingezeichnet. Si. 1350fach.

Die Acanthocystideen können auch auf ihrer Unterlage wandern. Man kann diese Wanderung besonders an den aus einer Teilung hervorgegangenen Tochtertieren beobachten. Die Bewegung ist langsam gleitend, in gerader Richtung oder auch mit Biegungen. Wie die Bewegung zustande kommt, ließ sich nicht feststellen. Es liegt aber die Vermutung nahe, daß hier ähnliche Lobopodien, wie wir sie oben kennen lernten, an der der Unterlage benachbarten Oberfläche der Tiere hervorkommen, welche die Lokomotion bewirken.

2. Die Kern- und Zellteilung von *Acanthocystis aculeata.*

Die Teilung macht sich stets zuerst am Kern bemerkbar. Im Außenkern treten feine Brocken auf, die ihn bald ganz erfüllen

Digitized by Google

(Taf. 18 Fig. 17 u. 18, Taf. 16 Fig. 3). Diese Körnchen stehen durch feine, schwerer färbbare Verbindungen miteinander in Zusammenhang (bes. Taf. 18 Fig. 40), so daß der Außenkern mit einem dichten Netzwerk erfüllt ist, in dessen Knotenpunkten die Körnchen lagern. Allmählich werden diese Verbindungen deutlicher. Gleichzeitig verringert sich die Zahl der Körnchen und zwar verschwinden sie zuerst in der Nähe des Caryosoms. Die Verbindungen in dieser von Körnchen mehr oder weniger freien Zone bevorzugen eine Lage derart, daß sie etwa senkrecht auf der Oberfläche des Caryosoms beginnen und dann häufig schwach gekrümmt verlaufen. An der Stelle, an der sie dem Caryosom ansitzen, zeigt sich in oder an dessen Wandschicht fast stets ein Körnchen. Nach außen vom Caryosom enden diese Verbindungsstränge entweder frei oder meistens ebenfalls an einem Körnchen (Taf. 18 Fig. 19, 20—22 u. 41, Taf. 16 Fig. 4). Allmählich nimmt die Zahl der im Außenkern befindlichen Brocken immer mehr ab, bis er ganz frei von ihnen ist. Auch die Verbindungen verschwinden. In einem gegenüber dem Ruhekern und den bisher besprochenen Stadien der Prophase etwas vergrößerten, fast leeren Außenkern liegt, von einem breiten, helleren Hof umgeben, das Caryosom (Taf. 18 Fig. 23). An ihm hat sich während des Verschwindens der Außenkernbrocken eine ziemlich scharfe sich dunkler färbende Randschicht ausgebildet, die häufig Lücken zeigt. Im Caryosom treten nun Körnchen auf, die es ganz durchsetzen, so daß sie in seine Grundmasse, die in diesem Zustand niemals von Vakuolen durchsetzt ist, wie eingebettet erscheinen (Taf. 18 Fig. 23—25, Taf. 16 Fig. 5). Der ganze Kern hat sich währenddessen etwas in die Länge gestreckt und zwar in der Richtung der Verbindungslinie der inzwischen geteilten Zentralkörner (darüber siehe später!). Jetzt beginnt die Kernmembran sehr dünn zu werden und verschwindet schließlich ganz, zuerst in der den Zentralkörnern benachbarten Gegend. Das Caryosom verliert seine scharfe Begrenzung und zerfällt in einen Körnerhaufen. Seine Grundmasse, erst noch zwischen den Körnchen erkennbar, verliert ihre Färbbarkeit und wird unsichtbar (Taf. 18 Fig. 26 u. 27, Taf. 16 Fig. 6). In diesem Stadium bildet sich die achromatische Teilungsfigur aus. Während der Auflösung der Kernmembran streckt sich der Kern noch etwas stärker in die Länge und erzeugt eine mehr oder weniger spitze Spindel, die sich an ihren Polen gewöhnlich sehr schlecht vom umgebenden Plasma abhebt, was z. T. darauf zurückzuführen ist, daß eine Spindelfaserung höchstens in Andeutungen erkennbar wird. Die Kernspindel erreicht meistens die

Digitized by Google

Zentralkörner nicht ganz. Der Körnerhaufen, in den das Caryosom zerfallen war, währenddem es sich oft wie der ganze Kern etwas gestreckt hatte (Taf. 18 Fig. 25 u. 26), ordnet sich nun zu einer Äquatorialplatte an (Taf. 18 Fig. 27, Taf. 16 Fig. 7). Diese Körnchen stellen also die Chromosomen dar. Während des Caryosomzerfalles und der Einreihung in die Äquatorialplatte stellen die Chromosomen körnchenförmige Gebilde dar, also Körper, die in allen drei Dimensionen etwa gleich ausgedehnt sind. Wenn sie sich zur Äquatorialplatte angeordnet haben, besitzen sie eine stäbchenförmige Gestalt; sie sind dann parallel der Spindelachse gestellt (Taf. 17 Fig. 8, Taf. 18 Fig. 28). Die Teilung der Chromosomen erfolgt durch quere Durchschnürung. Oft bleiben die Hälften noch ein kurzes Stück durch eine chromatische Brücke verbunden (vgl. hierzu Textfig. G, H). In der Anaphase bildet sich zwischen den beiden Tochterplatten ein sehr deutlich gestreiftes Mittelstück der Spindel aus. Die Chromosomen der Tochterplatten legen sich dicht aneinander; während sich die Platten voneinander entfernen, krümmen sie sich meist etwas ein, so daß ihre konkaven Seiten gegeneinander gerichtet sind. Die Polteile der Spindel verschwinden allmählich (Taf. 17 Fig. 9—11, Taf. 18 Fig. 29 u. 30). Wenn das Zwischenstück der Spindel seine größte Länge erreicht hat, haben sich die Tochterplatten stark kondensiert und bilden so homogene Gebilde, die die einzelnen Chromosomen nicht mehr hervortreten lassen. In diesem Zustand sind sie s t e t s gegeneinander gekrümmt. Um sie herum zeigt sich ein hellerer Hof. Jetzt bildet sich in geringerer Entfernung von den Tochterplatten auf ihrer konvexen Seite die neue Kernmembran aus; der andere Teil derselben liegt der konkaven Seite der Chromosomenplatte direkt an, so daß er nicht gesondert sichtbar wird. Das Spindelzwischenstück verliert langsam seine Struktur, nur einige Längszüge halten sich bis in die Telophase hinein. In der Telophase lockert sich die Chromosomenmasse auf. Es treten von neuem deutliche Körnchen hervor, die sich allmählich in dem sich aufblähenden Kernraum verbreiten (Taf. 18 Fig. 31 u. 32, Taf. 17 Fig. 12). So gewinnt der Kern wieder ein ähnliches Bild wie in der frühen Prophase: Er ist erfüllt von Körnchen, die ähnlich wie dort durch feine Stränge miteinander in Verbindung stehen (Taf. 18 Fig. 33, Taf. 17 Fig. 13). Ein Caryosom fehlt jedoch. Außerdem weicht die Gestalt der Tochterkerne noch stark von der Kugelform ab, da die Vergrößerung des Kernvolumens hauptsächlich durch stärkere Wölbung der konvexen Seite erfolgt, während der bisher konkave Teil der Kernmembran höchstens zu einer Ebene abgeplattet wird. Dann treten gröbere,

Digitized by Google

unregelmaßig gestaltete Brocken in geringerer Zahl im Kernlumen auf, während sich gleichzeitig die Menge der feineren Körnchen verringert (Taf. 18 Fig. 34 u. 35). Diese gröberen Brocken werden größer und nehmen an Zahl ab, d. h. sie verschmelzen wohl miteinander. Die kleineren Körner sind jetzt verschwunden. Die Tochterkerne nehmen allmählich Kugelgestalt an und die letzten großen Brocken vereinigen sich zum Caryosom des damit ausgebildeten neuen Kerns (Taf. 18 Fig. 36 u. 37).

Gleichzeitig mit den bisher beschriebenen Verhältnissen der Kernteilung spielen sich am Zentralkorn und am Zellplasma folgende Vorgänge ab. Vom Zentralkorn ist wenig zu sagen. Seine Teilung beginnt mit einer Verdoppelung der Binnenkörner (Taf. 16 Fig. 3). (Die Tatsache, daß in dieser Abbildung die beiden Binnenkörner nicht auf demselben Durchmesser des Zentralkorns liegen, ist vielleicht auf die Pressung zurückzuführen; mir sind auch auf einem Durchmesser gelegene Binnenkörner zu Gesicht gekommen. Übrigens ist die Stellung der Centriole in den Centrosomen der Furchungsspindeln von *Ascaris* nach Boveri ebenfalls ganz beliebig.) Die Teilung des Zentralkorns setzt gewöhnlich in einem frühen Zustande des Verschwindens der Außenkernstrukturen der Prophase ein, die Teilung des Binnenkorns etwas zeitiger, nie — bei normalen Tieren — noch im Ruhezustand des Kerns. Das Zentralkorn teilt sich nun so, daß es direkt in zwei Halbkugeln zerfällt, die höchstens oft durch einen sehr dünnwandigen etwas ausgebauchten Hohlcylinder kurze Zeit in Verbindung stehen (Taf. 18 Fig. 20). Eine hantelförmige Einschnürung des Zentralkorns findet also nicht statt. Die Zentralkörner rücken dann schnell auseinander, wobei sie ihre Halbkugelform beibehalten und mehr oder weniger lange, z. T. noch bis in die Telophase bewahren (Taf. 17 Fig. 12; außerdem vgl. hierzu die Fig. 17—37 der Taf. 18, bei denen die Verhältnisse der Umgebung des Zentralkorns neben dem Kern ein wenig schematisiert eingezeichnet sind). Bei den wenigen Bildern, die die Verhältnisse klar zeigen, erkennt man die einer hohlen Halbkugel entsprechende Außenschicht des Zentralkorns und im Mittelpunkt das Binnenkorn. Die Achsenfäden gehen nur von der Außenschicht ab, so daß auch die „Strahlensonne“ derselben nur eine Halbkugel erfüllt. Allmählich schließen sich dann Außenschicht des Zentralkorns und Achsenfäden von den Rändern der Halbkugel aus zu einer ganzen Kugel. Die homogene Schicht um das Zentralkorn zeigt sich schon früher vollständig, die „Sphäre“ und die sich dunkler färbende äußere Entoplasmaschicht erst mit dem Erscheinen der „Strahlen“. Eine Centrodesmose bildet sich bei

Digitized by Google

der Teilung des Zentralkorns nicht. Es zeigt sich zwar häufig in frühen Stadien des Auseinanderrückens der Zentralkörner zwischen ihnen ein feiner Streifen; er reicht aber nur bis zur homogenen Zone und macht den Eindruck von durch Strömungserscheinungen längs gereihten Wabenwänden und in ihnen liegender Körnchen (Taf. 18 Fig. 39). Nur in zwei Fällen fand ich einen centrodesmosenähnlichen dicken Verbindungsstrang. Es handelte sich hier um sehr stark gepreßte Tiere, und man kann sich das Bild so zustande gekommen vorstellen, daß einige, vielleicht sich neu bildende Achsenfäden umgeklappt und miteinander verklebt sind. Bei Fig. 55 Taf. 19 scheint allerdings in der Tat ein Teil der Außenrandschicht des Zentralkorns bei der Teilung mit ausgezogen zu sein.

In abnormen Fällen tritt eine Mehrfachteilung des Zentralkorns ein, so daß in Prophasen 3 oder auch 4 Zentren vorhanden sind. Neben Bildern, die wegen des nahen Beieinanderliegens und der gleichen Größe der Tochterkörner mit größter Wahrscheinlichkeit auf einen simultanen Zerfall schließen lassen, gibt es auch Fälle, wo man eine nachträgliche Teilung eines Tochterkorns annehmen muß (Taf. 17 Fig. 14, Taf. 19 Fig. 55; Textfig. L; das flache Zentralkorn der Fig. 4 Taf. 16 bereitet vielleicht auch eine erneute Teilung vor).

An dieser Stelle mögen auch schon einige andere Beobachtungen kurz erwähnt werden, die uns später noch ausführlich beschäftigen werden. Züchtet man nämlich *Acanthocystis aculeata* in siliciumfreier Nährlösung, so ergeben sich manchmal abweichende Bilder. Wenn wir, um Wiederholungen zu vermeiden, das Wesen dieser anormalen Formen hier in einigen Sätzen zusammenfassen wollen, so ist zu sagen, daß es erstens Teilungsstadien sind, bei denen die Kernspindel asymmetrisch zu den Zentralkörnern liegt (Textfig. K Taf. 19 Fig. 54, 61), zweitens Individuen mit mehreren Kernen und nur einem Zentralkorn (Textfig. M, N, P—R) bzw. Teilungsstadien dieser Formen, bei denen zwei Zentralkörner und mehrere mitotische Figuren vorhanden sind (Textfig. G, Taf. 18 Fig. 52). Dazu kommen die schon angeführten Fälle einer Mehrfachteilung des Zentralkorns, wobei in den Individuen mit drei Zentralkörnern häufig zwei Kernspindeln zu beobachten sind (Taf. 18 Fig. 53). Schließlich findet man alle hier geschilderten Abnormitäten mannigfach kombiniert vor (Taf. 19 Fig. 54, 56, Textfig. H, I).

Die bisherige Darstellung bezog sich auf die Vorgänge bei der Teilung des Stammes I. Stamm III verhält sich ebenso. Stamm II aber weicht ein wenig ab. Erstens zeigt die Spindel nämlich in

Digitized by Google

der Metaphase häufig eine deutliche Tonnengestalt (Taf. 18 Fig. 43), die sich auch an den Polteilen während der Anaphase noch eine Zeitlang verfolgen läßt (Taf. 18 Fig. 44). Jedoch zeigt die Spindel in etwa ebenso viel Fällen dasselbe Verhalten wie beim Stamm I. Zweitens ist in der Telophase eine recht deutliche als Spindelrestkörper zu deutende körnchen- oder fadenreiche Zone in der Mitte zwischen den sich rekonstruierenden Tochterkernen vorhanden (Taf. 18 Fig. 45).

Schließlich ist noch auf die wichtige Lagebeziehung zwischen Zellkern und Zentralkorn einzugehen. Wie geschildert, befindet sich der Kern im Ruhetier gewöhnlich über dem Zentralkorn. Während des Auseinanderweichens der geteilten Zentralkörper rückt der Kern allmählich zwischen sie, so daß er in der Metaphase gewöhnlich in derselben Ebene liegt und die Spindelpole häufig — aber nicht immer! — direkt auf die Zentralkörper gerichtet sind. Während der späten Anaphase und Telophase erfolgt dann wieder ein Aufsteigen der Spindel, das allerdings weniger ausgeprägt ist als die Wanderung in der Prophase.

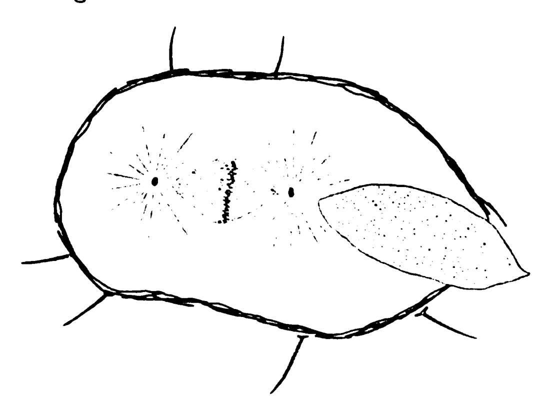
Die Beschreibung der Vorgänge, die während der normalen Teilung am Plasma vonstatten geht, läßt sich in einem Satz zusammenfassen: Ellipsoide Streckung vom Beginn der Zentralkornteilung bis zur späten Prophase, seichte Einbuchtung in der Ebene der Äquatorialplatte und weitere Streckung von der Metaphase bis zur frühen Telophase, Durchschnürung im Verlauf der Rekonstruktion der Tochterkerne. Bei der Trennung der Tochtertiere bleiben oft einige Skelettnadeln zwischen ihnen liegen, die zum größten Teile an den Pseudopodien entlang wieder dem Nadelgerüst zugeführt werden, z. T. aber den Tieren verloren gehen.

Während der ganzen Dauer der Teilung bleiben die kontraktilen Vakuolen in Tätigkeit, und die Pseudopodien ausgestreckt. Daß Schaudinn von den Pseudopodien das Gegenteil behauptete, liegt vielleicht daran, daß die Tiere allerdings in diesem Zustand empfindlicher sind und die Pseudopodien bei Belästigung — wie sie mit einer Lebendbeobachtung oft verknüpft ist — ganz oder teilweise einziehen. Selbst die Nahrungsaufnahme wird während der Teilung nicht sistiert (Textfig. D); daher sind auch die frühen Teilungsstadien durch nichts von den „Ruhetieren“ unterschieden.

Schon Schaudinn hat die Teilung der Acanthocystideen im Leben beobachtet. Die Lebendbeobachtung lehrt nichts Neues (Taf. 20, Fig. 71—80), zeigt aber bedeutend weniger als das fixierte und gefärbte Präparat. Es bleiben nämlich sämtliche Vorgänge, die sich

Digitized by Google

in der Prophase im Außenkern abspielen, unsichtbar. Erst auf einem Stadium, wo man aus der Lage der bereits geteilten Zentralkörner auf die letzten Stadien des Verschwindens der Außenkernstrukturen schließen kann, wird das bis dahin unveränderte Caryosom undeutlicher und zerfällt schließlich. Man kann dann die ziemlich rasche Anordnung der Caryosomkörnchen zur Äquatorialplatte verfolgen. In diesem Zustand verweilt die Spindel etwas länger, bis sich nach Teilung der Äquatorialplatte die Tochterplatten dann sehr schnell voneinander entfernen, wobei das gestreifte Zwischenstück der Spindel deutlich sichtbar ist. Mit Beginn der Telophase werden die Kernstrukturen wieder undeutlich und entziehen sich der Beobachtung, bis man in den schon geteilten Tochtertieren nach längerer Zeit wieder die bereits fertigen, höchstens noch mit einem etwas unregelmäßigen Caryosom versehenen Tochterkerne erblicken kann. Die Zeitdauer des ganzen Vorgangs dauert ungefähr 60 Min., kann sich aber sehr verlängern, da während der Metaphase manchmal eine starke Verzögerung eintritt, so daß die Zeitdauer von dem Stadium der Äquatorialplatte bis zur Rekonstruktion der Tochterkerne, die sonst etwa 30 Min. in Anspruch nimmt, in einem besonderen Falle (vgl. S. 486) von 11^{20}—2^{15}, also fast 3 Stunden währte.



Textfig. D. *Acanthocystis aculeata.* Klon II. Nahrungsaufnahme während der Teilung. Fl. S.L. Si. 1335 fach.

Bevor wir nun die im Vorhergehenden dargelegten Ergebnisse einer etwas allgemeineren Betrachtung unterziehen, wollen wir hier jetzt die Schilderung zweier anderer untersuchter Acanthocystideen einschalten. Wir werden uns dabei kurz fassen können, da die Verhältnisse denen der *Acanthocystis aculeata* außerordentlich ähneln.

3. *Astrodisculus radians* Greeff, Bemerkungen zur Systematik der Heliozoen.

Wir behandeln diese Form zuerst, da sie, obwohl einer anderen Gattung zugerechnet, der *Acanthocystis aculeata* besonders nahesteht.

Digitized by Google

Eine Beschreibung kann ich mir ersparen; wir haben es mit einer bis auf das Fehlen des Skelets und die geringere Größe mit *Acanthocystis aculeata* identischen Form zu tun (Taf. 20 Fig. 62). Die untersuchte Form unterscheidet sich von *Astrodisculus radians* Greeff nur durch die etwas erheblichere Körpergröße — statt 13—17 μ im Durchschnitt 16—24 μ, ohne Gallerthülle — und durch die mit Körnchen versehenen Pseudopodien, Unterschiede, die nicht tiefgehend sind. Außerdem konnte ich ein Zentralkorn nachweisen, dessen Vorhandensein aus der bekannten exzentrischen Lage des Kernes bereits zu erschließen war. Bei dieser mit einer starken Gallerthülle versehenen Art hat Penard übrigens schon das Ergreifen der Beute durch Lobopodien gesehen. In bezug auf die Kernteilung ist die Übereinstimmung mit *Acanthocystis aculeata* so völlig, daß ich mich mit der Wiedergabe einiger ausgewählter Abbildungen (Taf. 20 Fig. 63—69) begnügen darf.

Bei *Astrodisculus radians* war bisher, wie erwähnt, ein Zentralkorn noch nicht nachgewiesen, wie ja an und für sich die Heliozoen, abgesehen von den Arbeiten Hertwig's und Schaudinn's und der auch recht unvollständigen wenn auch wichtigen Wagnerella-Arbeit M. Zuelzer's bis 1920 (Bělař, *Actinophrys*) nie mit den modernen cytologischen Hilfsmitteln untersucht worden sind. In der Gattung *Astrodisculus* sind übrigens völlig heterogene Formen vereinigt, solche mit Zentralkorn oder wenigstens mit exzentrisch gelegenem Kern, der auf den Besitz desselben hinweist, und solche ohne Zentralkorn mit zentral gelegenem Kern. Die Gattung ist also bei einer systematischen Durchsicht zu teilen. Sie würde dabei sogar in zwei verschiedene Ordnungen zerfallen, da nach der von Hartmann (1914) gegebenen Systematik die Klasse der Heliozoen in die Ordnungen Actinophrydea (Formen ohne Zentralkorn) und Acanthocystidea (Formen mit Zentralkorn) zerfällt, denen provisorisch noch die Clathrulinidea anzureihen sind. Diese Klassifikation verdiente wirklich bald gegenüber der völlig künstlichen und veralteten Einteilung nach dem Fehlen oder den Charakteren der Umhüllung, die noch in der neuesten Bearbeitung der Heliozoen (Rhumbler 1923) wieder auftaucht, allein angewendet zu werden. Sie ist auch durch die vorliegende Untersuchung noch gestützt worden, die, wie im Schlußkapitel gezeigt werden wird, die völlige Homologie zwischen dem Zentralkorn der vielkernigen Formen (*Gymnosphaera* Sassaki) und auch dem von *Wagnerella borealis* Mereschk. — dieses echte *Heliozoon* möchte Rhumbler wegen des Schalendimorphismus zu den Foraminiferen stellen! — mit denjenigen

Digitized by Google

der einkernigen beweist. Die alte Systematik verweist dagegen so nahestehende Formen wie *Acanthocystis* und *Astrodisculus* in verschiedene Ordnungen. Es mag hier auch darauf hingewiesen werden, daß ähnlich, wie die Rhizopoden (im engeren Sinne) eine polyphyletische Gruppe repräsentieren, die Heliozoen ebenfalls höchstwahrscheinlich zumindest diphyletischen Ursprungs sind. Das Zentralkorn der Acanthocystideen wird man wohl am ehesten von dem Basalkern der Flagellatengeißel ableiten können, und somit diese ganze Gruppe auf Flagellaten zurückführen. Darauf deuten schon die bei *Acanthocystis* (SCHAUDINN) und *Wagnerella* (ZUELZER) (?) beobachteten Flagellatenstadien hin, und schließlich sieht man ja in Formen wie *Dimorpha* GRUBER direkt den Anschluß. Dagegen sind die *Actinophrydea*, falls sie überhaupt eine geschlossene Gruppe bilden, sicher an ganz anderer Stelle abzuleiten, vielleicht bei Rhizopoden (i. e. S.).

4. *Acanthocystis myriospina* PENARD.

Diese zweite von mir neben *A. aculeata* untersuchte Form stimmt ebenfalls in allem Wesentlichen mit dieser überein (Textfig. E). Auf den ersten Anblick scheint ihr Aussehen allerdings recht abweichend. Das Entoplasma zeigt nämlich eine Schicht, die wegen ihres glasigen Aussehens im Leben und besonders nach der Fixierung [1]) und wegen ihrer intensiven Färbbarkeit ein „Chromidium" darstellt. Wenn wir aber, vom Zentralkorn ausgehend, die Schichtenfolge des Entoplasmas mit der von *A. aculeata* und *Astrodisculus* vergleichen, so gewahren wir eine fast völlige Übereinstimmung (vgl. Textfig. E 1 mit Taf. 16 Fig. 1, 2 — *A. aculeata* — und Taf. 20 Fig. 62 — *Astrodisculus* —). Um das Zentralkorn, in dessen Mitte sich auch häufig bei *A. myriospina* das Binnenkorn [2]) feststellen läßt, liegt bei allen Formen die homogene Plasmaschicht. Sie wird allerdings hier nicht durch eine etwas dunklere körnchenreiche Schicht begrenzt, die aber auch bei *Astrodisculus* schon zu einem feinen membranartigen Gebilde reduziert ist. Nun folgt bei allen drei Arten eine im Helligkeitsgrad der ersten Schicht ähnliche Lage Protoplasma, die aber weniger homogen erscheint und schließlich — wieder überall — eine sich dunkler färbende Schicht. Während sich aber diese Schicht

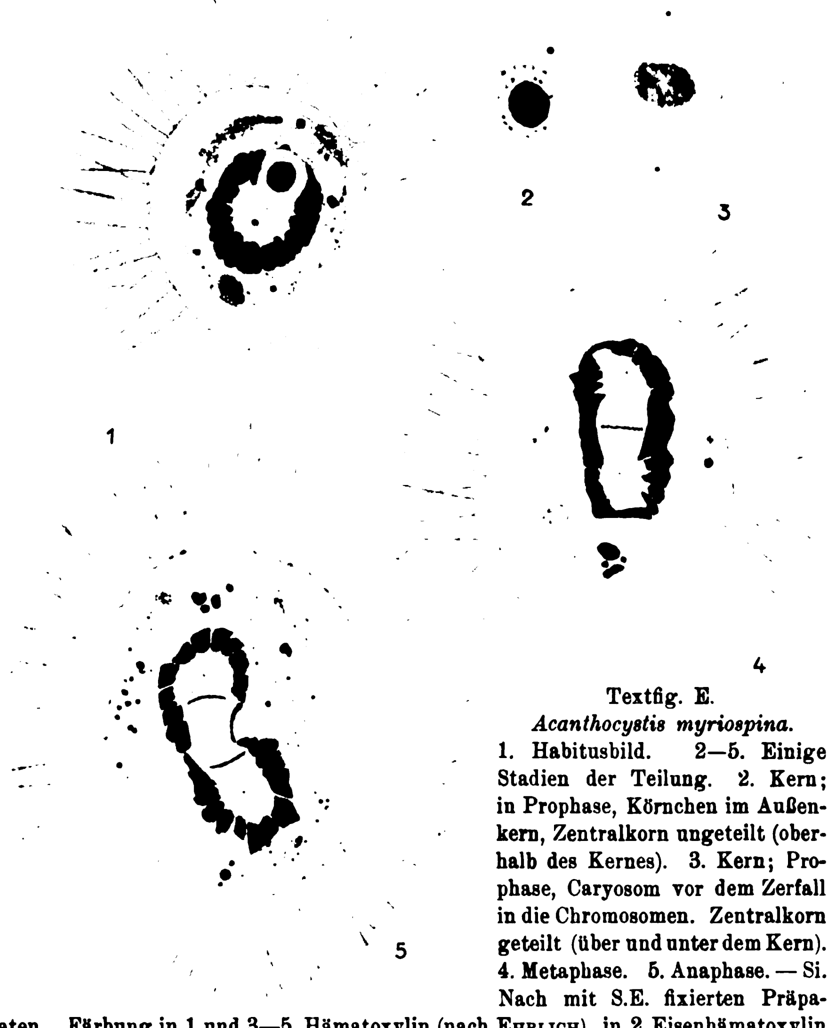
---

[1]) Die Fixierung der *A. myriospina* war wegen der starken Schrumpfung dieser Schicht schwierig. Als einziges einigermaßen gut wirkendes Mittel erwies sich Sublimateisessig ohne Alkohol.

[2]) Ein Binnenkorn habe ich bei *Astrodisculus*, wohl wegen seiner Kleinheit, nicht nachweisen können.

Digitized by Google

bei *Astrodisculus* und *A. aculeata* nur verhältnismäßig wenig von dem übrigen Plasma abhebt, tritt sie bei *A. myriospina* scharf hervor. Bei den meisten Fixierungsmitteln schrumpft sie, wie erwähnt, stark. Dabei reißt sie sich sowohl von dem Ektoplasma als auch von



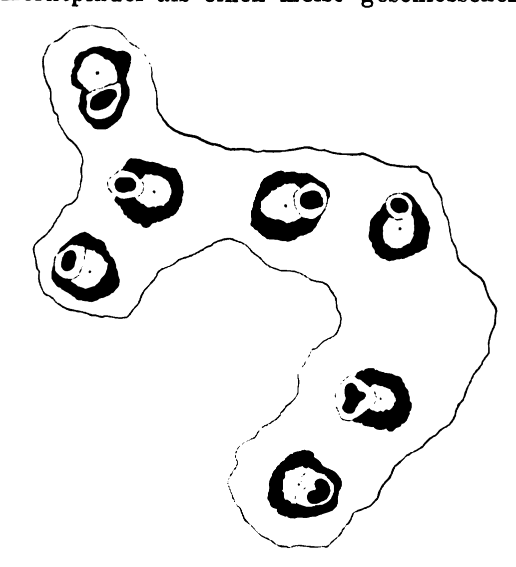
Textfig. E.
Acanthocystis myriospina.
1. Habitusbild. 2—5. Einige Stadien der Teilung. 2. Kern; in Prophase, Körnchen im Außenkern, Zentralkorn ungeteilt (oberhalb des Kernes). 3. Kern; Prophase, Caryosom vor dem Zerfall in die Chromosomen. Zentralkorn geteilt (über und unter dem Kern). 4. Metaphase. 5. Anaphase. — Si. Nach mit S.E. fixierten Präparaten. Färbung in 1 und 3—5 Hämatoxylin (nach Ehrlich), in 2 Eisenhämatoxylin (nach Heidenhain). 1 u. 2 Schnitt 5 μ, 3—5 Totalpräparate. 1080fach.

der innerhalb gelegenen Plasmaschicht los, so daß sie als ein einheitliches Gebilde völlig isoliert erscheint. Immerhin sieht man aus der völligen Homologie in der Schichtenfolge, daß dieser „Chromidien“-

Digitized by Google

bildung keine prinzipielle Bedeutung zukommt. Bei *A. myriospina* ist besonders deutlich zu sehen, daß die Achsenfäden der Pseudopodien auch innerhalb des Plasmas nicht gefärbt werden. Sie heben sich von dem tief dunkeln „Chromidium“ im Schnitt ganz hell ab. Besonders charakteristisch sind hierfür Flachschnitte des „Chromidiums“, die von den ungefärbten Querschnitten der Achsenfäden siebartig durchlöchert erscheinen.

Bei der Teilung, die wieder der von *A. aculeata* entspricht (Textfig. E, 2—5), wird das „Chromidium“ ebenso wie die entsprechenden Schichten der anderen Formen auf die Tochtertiere verteilt; dabei wird es während der Trennung der Zentralkörner bis zum Stadium der Metaphase gedehnt, so daß es die Kernspindel als einen meist geschlossenen Mantel umgibt. In den späteren Stadien zerreißt es dann in zwei Teile, die die „Chromidien“schichten der Tochtertiere bilden. Bei dieser Teilung des „Chromidiums“ zerfällt es im Äquator gewöhnlich in mehrere große Brocken, deren Größe und Form vielleicht durch die Lage der Kanäle bestimmt wird, durch die die Axopodien des Muttertieres hindurchgegangen sind. Nicht selten löst sich ein einzelner Brocken schon während der Metaphase los. Dann kann er durch seine Größe und starke Färbung, wie durch seine Lage neben der Spindel leicht für ein bei der Kernteilung ausgestoßenes Caryosom gehalten werden. Die Verfolgung der vorhergehenden Stadien des Kerns lehrt aber klar das Irrtümliche dieser Anschauung.



Textfig. F. *Acanthocystis myriospina*. Freßplasmogamie. Si. (Nadeln nicht eingezeichnet.) 580fach.

Acanthocystis myriospina ist dauernd freischwimmend. Bei sehr reichlicher Fütterung entstehen Freßplasmogamien, die dadurch zustande kommen, daß zwei Tiere ein Chlorogonium von verschiedenen Seiten erfassen und es gemeinsam in eine Nahrungsvakuole

Digitized by Google

einschließen; da dies sich wiederholen kann und bei Kernteilungen in solchen Verbänden die Zellteilungsfurche wegen des mit dem großen Chlorogonien durchsetzten Plasmas nicht einschneiden kann, entstehen dann charakteristische Kettenformen, wie Textfigur F zeigt.

II. Allgemeiner Teil.

Die Konstitution des Acanthocystideenkernes.

Bei der Diskussion der Befunde können wir uns auf die Verhältnisse bei *Acanthocystis aculeata* beschränken. Es handelt sich dabei zunächst um die Frage nach der Lokalisation der während der Kernteilung auftretenden Strukturen im Ruhekern. Diese Frage der Konstitution des Protistenkernes hat ja keine grundlegende Bedeutung mehr, und alle Versuche, sie wieder zu einem Problem zu machen, scheitern einfach an der Tatsache, daß sie einer allgemeinen Lösung sich schon zugänglich gezeigt hat, indem erkannt worden ist, daß zwischen der typischen Mitose der Metazoen und Metaphyten und der Kernteilung der Protozoen bis auf wenige noch nicht hinreichend geklärt erscheinende Ausnahmefälle ein prinzipieller Unterschied nicht besteht; dennoch muß der Tatbestand natürlich für jedes einzelne Objekt bestimmt werden.

1. Die idio-generative Kernkomponente.

Wenn wir mit der idio-generativen Kernkomponente beginnen, so wollen wir sie rückwärts von dem Augenblick an verfolgen, wo sie in Gestalt der Chromosomen einwandfrei kenntlich ist, der Metaphase. Es besteht dann kein Zweifel, daß die Chromosomen dieselben Körner sind, die in der späten Prophase im Caryosom hervortreten. Das Caryosom zerfällt dann in einen Haufen dieser Körner, der sich allmählich zur typischen Äquatorialplatte abflacht. Somit ist hier ein einwandfreies Beispiel, wie bei einem dem Äußeren nach typischen Caryosomkern — der Begriff Caryosomkern ist ja ein rein morphologischer — die idio-generative Komponente aus dem homogenen Binnenkörper entsteht. Dennoch ist unsere Frage hiermit noch nicht gelöst. Der Kern, aus dessen Caryosom die Chromosomen entstehen, ist nicht der „Ruhekern". Auffällige Vorgänge haben sich an ihm abgespielt: Die Ausbildung der Körnchen im Außenkern und ihr Wiederverschwinden unter Ausbildung der deutlichen Verbindungsstränge.

Digitized by Google

Wenn man Bilder wie Taf. 18 Fig. 40, 41 betrachtet, so muß die Ähnlichkeit verwundern, die die Außenkernstrukturen der *Acanthocystis* mit dem Spirem haben, wie es so häufig in der Prophase der Protistenkerne zu beobachten ist (man vergleiche z. B. HARTMANN (1919) Fig. 48—52 — *Chlorogonium* — und BĚLAŘ (1921) — Thecamöben) — verwundern deshalb, weil Strukturen anscheinend derselben Art in demselben Stadium des Kernes zu so ganz verschiedenen Gebilden werden — wenn ich mich so ausdrücken darf. Denn während aus den zuletzt erwähnten Spiremstrukturen die Chromosomen hervorgingen, wird hier bei *Acanthocystis* eine ebensolche Struktur zu — nichts, sie verschwindet. Dies im Zusammenhang mit der Tatsache, daß es für die meisten Protozoenkerne in der Tat gesichert erscheint, daß das Caryosom an der Ausbildung der Chromosomen unbeteiligt ist, machen eine weitere Überlegung notwendig. Es läßt sich nämlich eine Tatsache anführen, die in hohem Maße dafür spricht, daß schon dem Caryosom des Ruhekerns eine Intimstruktur zukommt, die bei einem bloßen Nucleolus nicht zu erwarten ist. In zwei Präparaten, die Herr Dr. BĚLAŘ u. a. aus dem Material meiner Kulturen für sich angefertigt hat, lassen sich höchst merkwürdige Gebilde beobachten. Die Präparate waren besonders stark gepreßt, so daß an einzelnen Stellen die Tiere völlig zerquetscht waren. Diejenigen Individuen, die noch gerade nicht zerdrückt sind, zeigen nun folgendes an ihren Kernen (Taf. 18 Fig. 46—50): Eine Anzahl von Kernen läßt ein bröckeliges Caryosom erkennen (Fig. 46 u. 47). Es ähnelt sehr den Zerfallstadien, wie sie in der normalen Mitose auftreten (vgl. Taf. 18 Fig. 26). Dabei ist nicht ganz klar zu erkennen, ob das Caryosom einen bloßen Körnerhaufen darstellt, oder ob man es mit einem dicht aufgerollten körnigen Spirem zu tun hat. Eine weitere Gruppe von Kernen weist alle Übergänge auf von einer beginnenden Loslösung deutlicher, ziemlich dicker Fäden von dem massigen Caryosomhaufen und gleichzeitiger Ausbreitung derselben an der Oberfläche einer großen im Kern entstehenden Vakuole bis zur Aufwicklung des ganzen Caryosoms in ein lockeres aber noch zum größten Teil in einem kleinen Abschnitt der Vakuole liegenden Spirem (Fig. 48, 49). Eine dritte Gruppe schließlich zeigt den Kern mit der erwähnten Vakuole in der Mitte, über deren ganze Oberfläche sich die etwas körnigen Spiremfäden ausgebreitet haben; nur wenige liegen im Lumen der Vakuole. Das Spirem ist nicht einheitlich, sondern zeigt freie Enden (Fig. 50). Es besteht kein Zweifel, daß die geschilderten Strukturen einer genetischen Reihe angehören: das Caryosom zerfällt in zwei Kompo-

Digitized by Google

nenten, eine, die das Spirem liefert, eine zweite, die sich verflüssigt und die Vakuole (evtl. unter Beteiligung des Außenkernes) bildet. Es ist nun notwendig, diese Bilder mit großer Vorsicht zu verwerten, handelt es sich doch um Vorgänge, die als in hohem Maße pathologisch anzusehen sind, vielleicht sich sogar am abgestorbenen Tier in den Augenblicken vor Zutritt des Fixierungsmittels bereits vollzogen haben. Sie sind auch seltsamerweise nie wieder weiter als bis zum Zerfall des Caryosoms zu verfolgen gewesen. Dennoch halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß es sich nur um eine Sichtbarmachung vorhandener Strukturen des Binnenkörpers handelt, und wir hier wirklich in den Spiremstrukturen die idiogenerative Komponente zu erblicken haben. Ich möchte noch bemerken, daß die Zentralkörner dieser Tiere keine Anzeichen von Teilung aufweisen.

Beweisend sind die angeführten Bilder, wie hervorgehoben wurde, nicht. Es wäre daher möglich, daß man für die Lokalisation der Chromosomen im Ruhekern der *Acanthocystis* gerade die entgegengesetzte Anschauung wie die bisher besprochene vertreten könnte. Man könnte sich nämlich vorstellen, daß die idio-generative Komponente auch hier, wie bei den angeführten Thecamöben und Phytoflagellaten, im Außenkern des *Acanthocystis*-Kernes vorhanden ist, und daß sie es ist, die in Form der Körnchen dort während der Prophase erscheint. In ihnen müßten dann schon die Chromosomen erblickt werden. Wie erklärt sich dann aber ihr Verschwinden und die sichere endgültige Entstehung der Chromosomen aus dem Caryosom? Man müßte zu diesem Zweck die Annahme machen, daß eine „Einwanderung“ der Außenkernchromosomen in das Caryosom erfolgt. Eine solche Annahme ist durchaus nicht ganz aus der Luft gegriffen. Bei Phytomonadinen und anderen spielt sich ein ähnlicher in umgekehrter Richtung verlaufender Prozeß in der Telophase ab. Aber nur wenig läßt sich zugunsten dieser Hypothese anführen, nämlich das frühe Verschwinden gerade der dem Caryosom benachbarten Körnchen und die in einem Korn der Caryosomperipherie endenden Verbindungsstränge. Sie könnten die Bahnen darstellen, auf denen die Chromosomen ihre Wanderung von außen nach innen bewerkstelligen, und das frühe Verschwinden der dem Caryosom genäherten Körner wäre durch die wegen ihrer Nachbarschaft erleichterte Einwanderung verständlich. Unwahrscheinlich erscheint jedoch diese Hypothese dadurch, daß man annehmen müßte, daß das Caryosom in genau demselben Maße von seiner ursprünglichen Substanz verlieren müßte, wie es neue Substanz durch die Einwanderung er-

Digitized by Google

halten würde: es behält nämlich während der ganzen Dauer des Vorgangs seine Größe bei. Es ist unwahrscheinlich auch besonders deshalb, weil das Caryosom bei der angenommenen Substanzaufnahme und -abgabe stets völlig deutlich gegen den Außenkern abgegrenzt erscheint. Es bleibt noch die während des Verschwindens der Außenkernstrukturen auftretende Caryosomrandschicht zu betrachten. Sie läßt sich wohl von diesen spiremartigen Körnern ableiten, wobei man sie ebensowohl als Übergangsstadium der Wanderung auffassen kann, als mit gleicher Berechtigung als einfache Auflösungsstruktur, die sich durch die besonderen physikalisch-chemischen Bedingungen, die offenbar in der Umgebung des Caryosoms herrschen (heller Saum um dasselbe!) dort am längsten halten.

Sehr stark gegen die erwogene Hypothese spricht schließlich die Beobachtung des lebenden Objektes. Bis zu einem Stadium, wie etwa Tafel 18, Fig. 22, 23 läßt sich ein und dasselbe Caryosom vollkommen deutlich ohne jede Veränderung verfolgen (Taf. 20 Fig. 72, 73), bis es unscharf wird und sich zu dem Chromosomenhaufen auflöst (Taf. 20 Fig. 74, 75). Die zu beobachtende Unveränderlichkeit während der ganzen „kritischen" Periode scheint mir die Bedenken gegen die „Einwanderungshypothese" besonders zu unterstützen.

Auf Anraten von Herrn Dr. Jollos wurde auch versucht, die Frage dadurch zu lösen, daß kombinierte Verdauungsversuche mit Pepsin und Trypsin (von Kemnitz 1912, S. 551 ff.) unternommen wurden, um die Außenspiremstrukturen gegebenenfalls zu lösen. Sie könnten dann natürlich kein „Chromatin" darstellen. Die Versuche führten jedoch nicht zum Ziel, da sich die Strukturen zumindest solange hielten, bis das Abschwimmen der verdauten Schnitte die Beobachtung abzubrechen zwang. Ein negatives Resultat beweist selbstverständlich nichts.

Eine endgültige Entscheidung gegen die Annahme der Einwanderung ließe sich wohl nur dann führen, wenn man Bilder auffinden könnte, die noch während des Vorhandenseins des Außenkernspirems bereits deutliche Chromosomenausbildung im Caryosom aufweisen. In meinen Präparaten habe ich solche Stadien nicht gefunden, sei es, daß die Variationsbreite in der Zeitfolge dieser Vorgänge nur gering ist, sei es — was wahrscheinlicher ist — daß ihr Nacheinandererscheinen kausal bedingt ist.

Außer dieser Entscheidungsmöglichkeit gibt es vielleicht noch eine zweite. Es ist die Untersuchung der Knospenbildung der Acanthocystideen. Schaudinn hat die dabei auftretende Kernteilung als amitotisch beschrieben: Hantelförmige Durchschnürung von Außen-

Digitized by Google

kern und Binnenkörper. Nach unseren jetzigen Anschauungen können wir nicht glauben, daß sich der Vorgang so einfach abspielt; da es sich bei fast allen als Amitose beschriebenen Kernteilungen herausgestellt hat, daß die aus dem Außenkern entstandene idio-generative Komponente übersehen worden ist, so liegt es nahe, auch hier dasselbe zu vermuten, um so mehr, als SCHAUDINN die Vorgänge im Außenkern bei der Teilung überhaupt nicht bemerkt hat. Sollte sich nun bei der „Amitose" der Knospung eine ebensolche Struktur im Außenkern bilden, wie bei der Mitose der Zweiteilung und sollte dann diese innerhalb des Außenkernes zu den Chromosomen werden, dann wäre das allerdings als eine Tatsache anzusehen, die in hohem Maße für die Einwanderungshypothese sprechen würde. Es ist — nicht nur aus diesem Grunde — zu hoffen, daß eine Wiederauffindung und vielleicht gar experimentelle Erzeugung der Knospung bei den Acanthocystideen gelingt.

Schließlich sei hier darauf hingewiesen, daß während der Mitose der Binnenkörper beim Zerfall nicht etwa seine Natur als „Mantelcaryosom" offenbart; die Chromosomen erfüllen ihn vollständig. Nur ein Bild erhielt ich, das die die Chromosomen darstellenden Körner und die Grundsubstanz des Caryosoms konzentrisch getrennt zeigt (Taf. 18 Fig. 42). Eine prinzipielle Bedeutung kommt ihm nicht zu.

Wenn wir nun das Ergebnis der vorstehenden Erörterungen zusammenfassen, so müssen wir leider bekennen, daß eine endgültige Antwort nicht gegeben werden konnte. Wir hoffen es aber sehr wahrscheinlich gemacht zu haben, daß die idio-generative Komponente des Ruhekerns im Caryosom lokalisiert ist. Wichtig ist immerhin die schon im Anfang betonte Feststellung, daß „bei einem dem Äußeren nach typischen Caryosomkern — in der späten Prophase — die idio-generative Komponente aus dem homogenen Binnenkörper entsteht".

Es bleibt jetzt noch übrig, die im speziellen Teil dargestellte Entstehung der Chromosomen mit der Darstellung zu vergleichen, die SCHAUDINN in seiner vorläufigen Mitteilung von dem Vorgang gibt.[1]) Er schildert, daß der Außenkern gänzlich unbeteiligt bleibt, und

[1]) Falls die Originalmitteilung SCHAUDINN's schwer zugänglich ist, sei auf die Lehrbücher der Cytologie und Protozoenkunde verwiesen, in denen meist eine Anzahl Abbildungen nach SCHAUDINN enthalten sind. Vergleiche z. B. DOFLEIN, Lehrbuch der Protozoenkunde, 4. Aufl. S. 179. Die im Text stehenden Erklärungen zu den Figuren entsprechen allerdings fast nie den Tatsachen; so kann von „Polplatten" (DOFLEIN) bei *Acanthocystis* nicht die Rede sein.


Digitized by Google

daß das Caryosom einen geknäuelten Chromatinfaden bildet, der sich gleichzeitig segmentiert und beginnt längs zu spalten. Das Resultat sind die „im zentralen Teil liegenden ziemlich dicht gehäuften, kleinen bereits zweiteiligen Chromosomen". Was das Unbeteiligtbleiben des Außenkernes betrifft, so wird man wohl an einen Irrtum Schaudinn's glauben müssen, der vielleicht solche Stadien nicht zu Gesicht bekommen hat, oder auf dessen hauptsächlich mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbten Präparaten die Außenkernstrukturen bereits ausgezogen waren. Dies Übersehen ist um so leichter verständlich, als sich auch ohne diese Bilder eine vollständig geschlossene Reihe der Kernteilungsvorgänge konstruieren läßt. Auch ein echtes Spirem, aus dem die Chromosomen durch Segmentierung entstehen, konnte ich nicht feststellen. Dennoch ist diese Beobachtung Schaudinn's wohl einwandfrei. Darauf scheint mir vor allem ein Bild hinzudeuten, das ich einmal erhielt (Taf. 17 Fig. 15): ein spätes Stadium des Caryosomzerfalls mit schon ausgebildeter Spindel. Man gewahrt deutlich, daß die Chromosomen eine fädige Anordnung aufweisen. Was bei Schaudinn eine stets auftretende Struktur gewesen sein mag, kann sich bei meinen Stämmen schon so frühzeitig beim beginnenden Caryosomzerfall auflösen, daß es in der Regel nicht zur Beobachtung gelangt. Auch in der Frage der Längsspaltung des Spirems und des Eintretens bereits zweiteiliger Chromosomen in die Äquatorialplatte läßt sich kein Gegenbeweis führen. Denn in diesen Punkten, in denen meine Beobachtungen abweichen, läßt sich die Differenz ebenfalls leicht auf eine geringe zeitliche Verschiebung der Vorgänge bei den einzelnen Stämmen zurückführen. Schaudinn hatte nämlich sicher eine andere Rasse der *Acanthocystis aculeata* zur Untersuchung. Dies zeigen die auffallend kurzen radialen Stacheln und die sehr dünne tangentiale Skeletschicht seiner Abbildungen; und was die zeitliche Verschiebung anbetrifft, so zeigen dies schon seine Figuren 4 u. 5, auf denen — als Norm — bei noch dicht beieinanderstehenden Zentralkörnern bereits die Spirembildung des Caryosoms und sein beendeter Zerfall zu sehen sind. Die zeitliche Verschiebung, von der ich sprach, wäre in diesem Fall bei meinen Stämmen eine Verzögerung: die Spaltung der Chromosomen erfolgt nicht, wenn sie noch einen Spiremfaden bilden, sondern scheinbar erst in der Metaphase. In Wirklichkeit wird sie auch hier schon etwas früher vorbereitet. Es wurde die Formveränderung der sich in die Äquatorialplatte einstellenden Chromosomen oben geschildert: Erst sind sie Körnchen, dann Stäbchen. Ohne Zweifel ist hierin schon der Teilungsprozeß der Chromosomen ge-

Digitized by Google

geben, ihre tatsächliche Teilung in der Metaphase nur der äußerlich sichtbare Abschluß des Vorgangs. Dieses Beispiel ist deshalb bemerkenswert, weil man hier die vorbereitenden Schritte, die man sonst nur zur Deutung der Querteilung der Protistenchromosomen postuliert hat, direkt sieht.

2. Die lokomotorische Kernkomponente.

Wir wenden uns nun dem zweiten Teil unserer Frage nach der Konstitution des *Acanthocystis*-Kernes zu, nämlich der Frage nach der Herkunft der lokomotorischen oder achromatischen (Jollos 1923) Kernkomponente. Hier stehen wir vor einer ähnlichen oder beinahe derselben Aufgabe, wie bei unserer Untersuchung der idio-generativen Komponente. Es steht fest, daß letzten Endes die Spindel aus dem Außenkern entsteht. Noch während der zerfallene Caryosomkomplex als dichter Haufen inmitten des Kernes liegt, hat sich dieser, wie oben geschildert, etwas in die Länge gestreckt, und der Außenkern sich zu einer Spindel kondensiert, die mehr oder weniger die große Achse des inzwischen aufgelösten Kernes übertrifft. Man kann dies daran erkennen, daß häufig sich Andeutungen der Kernmembran im Äquator der Spindel noch einige Zeit vorfinden, die einen Schluß auf die Größe des ganzen Kernes vor Ausbildung der Spindel zulassen.

Auch hier dürfen wir aber bei der Feststellung der endgültigen Spindelentstehung aus dem Außenkern nicht ohne weiteres stehen bleiben. Denn falls wir die „Einwanderungshypothese“ der Chromosomen annehmen würden, kämen wir auch hier zu einer anderen Auffassung. Da nämlich, wie oben dargelegt, mit der „Wanderung“ der Chromosomen in das Caryosom auch umgekehrt eine Abgabe von Substanz aus dem Binnenkörper nach außen erfolgen müßte, könnte man behaupten, daß diese Substanz ganz oder zum Teil das morphologische Substrat der lokomotorischen Komponente bildet. Wenn wir jedoch die Einwanderungshypothese ablehnen, wie es vorher zu begründen versucht wurde, kommen wir zu dem Schluß, daß die achromatische Kernkomponente ausschließlich aus der Substanz des Außenkernes entsteht. Jedenfalls können wir auch hier die Bildung der Spindel aus dem Außenkern eines in der Prophase typischen Caryosomkernes als bemerkenswert betonen.

Die Verhältnisse bei der Entstehung der Kernspindel gewinnen aber noch eine ganz andere Bedeutung, wenn wir die hier gegebene Schilderung mit der Schaudinn's vergleichen. Ich will die betreffenden Sätze Schaudinn's wörtlich anführen: Wenn der Kern sich

Digitized by Google

bereits „genau in der Mitte zwischen den beiden Zentralkörnern“ befindet „ist die Kernmembran noch deutlich erkennbar; von den Zentralkörnern gehen die Strahlen bis zur Membran; das Linin des Kernes hat bereits eine parallelstreifige Struktur angenommen. . . . Hiernach beteiligt sich auch das Linin des Kernes an der Spindelbildung. Bald darauf ist die Kernmembran verschwunden; . . . . Zentral- und Mantelfasern sind an der Spindel nicht zu unterscheiden“. Hier zeigt sich zwischen meinen Beobachtungen und der Darstellung SCHAUDINNS ein prinzipieller Unterschied. Denn eine Spindelentstehung einmal ausschließlich aus dem Kern, ein andermal aus Kernsubstanz und den plasmatischen Strahlen des Zentralkorns kann nicht als eine bei verschiedenen Rassen verschiedene Variation ein und desselben Vorgangs erscheinen. Wenn übrigens meine Darstellung der rein intranucleären Spindelentstehung aus den angeführten Bildern nicht einwandfrei genug erscheinen sollte, so sei hier schon auf das Schlußkapitel und die dort angeführten Abbildungen verwiesen, die diese Schilderung endgültig beweisen. Es handelt sich ja sonst leider in der Tat um eine Struktur, deren scharfe Darstellung nur in den seltensten Fällen geglückt ist. Beweisend gegen die SCHAUDINN'sche Schilderung ist schon allein Fig. 44 Taf. 18.

Wir sind nun noch dazu verpflichtet, die SCHAUDINN'sche Darstellung zu erklären, soweit uns dies möglich erscheint. Es ist wahrscheinlich, daß der wesentliche Punkt darin liegt, daß SCHAUDINN Stadien als aufeinanderfolgend aufgefaßt hat, die in Wirklichkeit unabhängig nebeneinander bestehen. Es ist dies das Stadium, wo die Kernmembran nach seiner Schilderung die Vereinigung der beiden intra- und extranucleär entstandenen Spindelteile verhindert, und dasjenige, wo beide Bestandteile eine einheitliche von Zentralkorn zu Zentralkorn verlaufende Spindel ergeben haben. Es wurde bereits im speziellen Teil bemerkt, daß beim Stamm II der *Acanthocystis aculeata* nebeneinander sowohl mehr oder weniger gradlinig zusammenlaufende Spindeln — wie durchweg bei normalen Tieren des Stammes I — vorkommen als in einem geringen Prozentsatz auch deutlich tonnenförmige. Ich glaube nun, daß SCHAUDINN entweder einen sich ähnlich verhaltenden Stamm untersucht hat oder wahrscheinlicher eine Population verschiedener Stämme, die zum Teil diese, zum Teil jene Spindelform aufwiesen.[1]) Indem er nun

[1]) SCHAUDINN hat nämlich anscheinend Material von verschiedenen Fundorten benutzt, das genetisch im allgemeinen nicht einheitlich ist. Tiere von einem einzigen Fundort erweisen sich meist als zu demselben Stamme gehörig.

Digitized by Google

die beiden gleichwertigen Spindelarten in eine genetische Reihe hineinkombiniert hat, ist er zu seiner Darstellung gekommen (man vergleiche die Fig. 6 von Schaudinn mit meiner Fig. 43 Taf. 18; die „Kernmembran" dort entspricht wohl der etwas dunkler gefärbten Spindelbegrenzung hier). Daran ändert nicht, daß in der Abbildung Schaudinn's, in der die Kernmembran noch erhalten sein soll, die Chromosomen nicht völlig in die Äquatorialplatte eingereiht sind; es handelt sich eben um ein früheres Stadium. Es ist übrigens nicht absolut zu widerlegen, daß die uns hier beschäftigenden Stadien Schaudinn's nicht doch eine genetische Reihe bilden. Dann müßte die schon im ovalen Kern vorgebildete Spindel sich nachträglich stark in die Länge gestreckt und zugespitzt haben. Im Ganzen scheint uns jedoch dies wenig wahrscheinlich. Daß Schaudinn schließlich eine so deutliche Faserung der Spindel im Stadium der Metaphase abbildet, die die Ähnlichkeit mit der Strahlung der Zentralkörner hervorruft, mag zum Teil an der Reproduktion liegen. Diese Faserung ist nämlich fast schärfer zu sehen als die des Spindelmittelstücks in der Anaphase, von der er ausdrücklich sagt, sie sei deutlich — im Gegensatz zur Streifung der Kernspindel zur Zeit der Äquatorialplatte, die keinen solchen Vermerk erhält.

Auf den ganzen hier nur angedeuteten Komplex von Fragen werden wir im folgenden Kapitel ausführlich eingehen.

E. Die anormalen Teilungsstadien und die Natur des Zentralkorns der Acanthocystideen.

I. Die Unabhängigkeit der Mitose vom Zentralkorn.

Wie am Ende des vorigen Abschnitts gezeigt wurde, sind wir in der Frage der Spindelentstehung der Acanthocystideen zu einem wesentlich anderen Ergebnis gekommen als Schaudinn. Die Bedeutung dieses Resultates ist aber mit seiner Feststellung nicht erschöpft. Wir müssen uns erinnern, daß der Titel der Mitteilung Schaudinn's lautete: Über das Zentralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Zentrosomenfrage. Der bekannte Schluß, den Schaudinn aus seinen Untersuchungen über die Teilung gezogen hatte, war der, „daß die Kernteilung .... in derselben Weise wie die typische Mitose der Metazoenzellen verläuft, und daß das Zentralkorn dem Centrosoma der

Digitized by Google

Metazoenzellen entspricht." Da sich in unseren Untersuchungen ein wesentlicher Punkt der Beweisführung Schaudinn's nicht bestätigen ließ, sind wir genötigt, die „Centrosomenfrage" in bezug auf das Zentralkorn der Heliozoen einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Wenn man dies tut, so ist es nötig, eine Definition des Begriffs „Centrosom" zu geben. Dies ist aber nicht leicht. Denn das Gebilde tritt in so verschiedener Form und Art auf, daß wir eigentlich nur auf topographische Verhältnisse bei der Bestimmung des Begriffs angewiesen sind. Da läßt sich nun wohl sagen, daß — abgesehen von der normalen Art der Vermehrung durch Zweiteilung und ähnliche Kriterien — es charakteristisch für das Centrosom ist, daß es die Pole der Kernteilungsfigur bestimmt und daß die Tochtercentrosomen bei der Mitose symmetrisch zur Spindel liegen. Diese Definition umfaßt auch und gründet sich sogar auf die Fälle, wo durch abnorme Verhältnisse mehr als zwei Centrosomen während der Mitose in der Zelle vorhanden sind.[1])

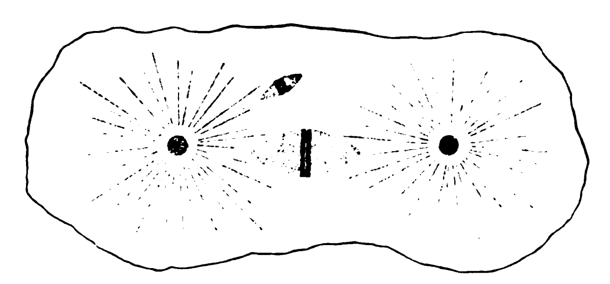
Wie steht es nun hiermit bei unseren Objekten? Zuerst wollen wir die Bestimmung der Spindelpole ins Auge fassen. In der Tat stehen die Zentralkörner während der Teilung in der Verlängerung der Spindelachse. Sie stehen zwar nicht, wie Schaudinn glaubte, direkt an ihren Polen, aber dies ist auch nicht erforderlich für die Natur als Centrosomen. Es sei beispielsweise auf die Verhältnisse in den Spermatocyten von *Lithobius forficatus* L. verwiesen, wo die achromatische Kernteilungsfigur auch rein intranucleär entsteht, und die Centrosomen in weiter Entfernung von den Polen stehen (nach Meves und von Korff). Es muß uns bei den Acanthocystideen allerdings dabei auffallen, daß die Spindel oft etwas schief zur Verbindungslinie der Zentralkörner liegt (Taf. 16 Fig. 7, Taf. 17 Fig. 6, Taf. 18 Fig. 43). Bestärkt werden wir noch in den Bedenken, diese Lagebeziehung nicht zu überschätzen durch die Überlegung, daß nach der Regel O. Hertwig's sich die Kernteilungsfigur sehr häufig in die Richtung der größten Plasmaausdehnung einstellt. Da nun dieser größte Durchmesser die Richtung darstellt, in der die Zentralkörner auseinandergewichen sind, so könnte die gegenseitige Lage von Zentralkörnern und Spindel nur, in diesem Sinne, zufällig sein. Die Betrachtung des normalen Verlaufs der Acanthocystideenteilung läßt uns also hier im Stiche. Wir müssen daher die Centrosomenfrage des Zentralkorns der Heliozoen auf dieselbe Weise zu

[1]) Die symmetrische Lage der Centrosomen zur Spindel gilt dann allerdings nur insoweit, als sie an der Bestimmung der Spindelpole beteiligt sind.

Digitized by Google

lösen versuchen, wie die Natur der Centrosomen der Metazoen geklärt wurde, mit Hilfe des Experiments oder genauer gesagt mit Hilfe der Methode, die BOVERI in so bewundernswerter Weise angewandt hat, der Analyse abnormer Teilungsstadien, in denen gleichwertig dem Experiment die Anfangsbedingungen des Systems analysierbar sind. Wir waren, wie wir bereits im speziellen Teil andeuteten, in die glückliche Lage versetzt, eine große Anzahl abnormer Stadien von *Acanthocystis aculeata* zu erhalten, die uns die Anwendung der erwähnten Methode ermöglichten.

Als erstes Anzeichen von Vorgängen, die nicht ohne weiteres zu einer Centrosomennatur des Zentralkorns passen wollen, sieht man auf manchen Präparaten Individuen, mit einem Zentralkorn und zwei Kernen, wie sie SCHAUDINN auf Fig. 11 als Knospungsstadien abbildet und wie sie auch R. HERTWIG (1877) schon beobachtet hat. Wenn nun die Teilungsstadien auf diesen Präparaten genau durchsucht werden, findet man Bilder, auf denen klar zwei Mitosen vorhanden sind, also zwei der intranucleär entstandenen Kernspindeln, während die Zentralkörner wie gewöhnlich auch nur in der Zweizahl erscheinen (Textfig. G). Diese Bilder allein dürften

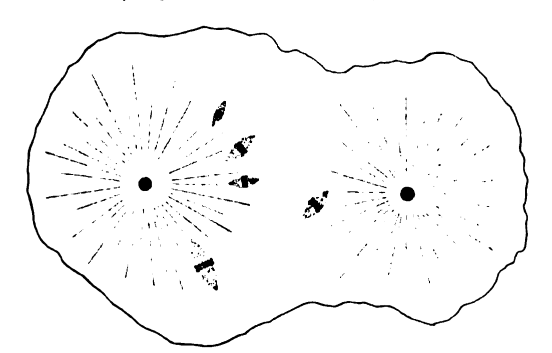


Textfig. G. *A. aculeata.*
Abnormes Teilungsstadium mit zwei verschieden großen Mitosen. Fl. S.L. Gepr. 1335 fach.

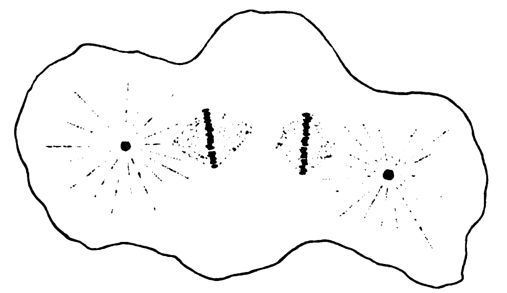
genügen, um zu beweisen, daß das Zentralkorn keine notwendige Beziehung zur Bestimmung der Pole der Kernteilungsfigur hat, und somit schon seine Natur als Centrosom widerlegen. Es muß allerdings auffallen, daß die Richtung der Kernspindelachse stets ungefähr auf wenigstens ein Zentralkorn hinweist. Aber auch das zweite Kriterium der Centrosomennatur, das wir anführten, wird von den Zentralkörnern der Acanthocystideen nicht erfüllt: ihre symmetrische Lage zur Spindel. Wir verweisen hier auf die Fig. 54, 61 Taf. 19, sowie auf die Textfig. K und T, die Spindeln zeigen, welche einem Zentralkorn um das Vierfache näher liegen als dem anderen. Auf

Digitized by Google

die Wiedergabe von Stadien, die alle Übergänge zwischen den normalen, symmetrisch gelagerten Spindeln und diesen extremen Fällen zeigen, glaube ich verzichten zu können. Nur auf eine Anzahl von Bildern möchte ich noch hinweisen, die uns bald von anderen Gesichtspunkten aus interessieren werden. Hier sind nämlich beide Bedingungen der Centrosomennatur in glänzender Weise — nicht erfüllt: eine größere Zahl (meist mehr als zwei!) Kernteilungsfiguren gänzlich asymmetrisch zu den Zentralkörnern gelegen (Taf. 19 Fig. 56, Textfig. H, I). Schließlich möge noch ein Bild angeführt werden, das eine typische Metaphase zeigt, während sich das Zentralkorn überhaupt nicht geteilt hat und somit nur in Einzahl vorhanden ist (Taf. 18 Tig. 51).



Textfig. H. *A. aculeata.*
Abnormes Teilungsstadium mit 5 asymmetrisch gelegenen Mitosen. Fl. S.L. Gepr. 940fach.



Textfig. J. *A. aculeata.* Stamm II.
Abnormes Teilungsstadium mit zwei asymmetrisch gelegenen Mitosen. Fl. SL. Si. (Nadeln nicht eingezeichnet.) 1335fach.

Diese Ergebnisse zusammenfassend, können wir feststellen: Das Zentralkorn der Heliozoen betätigt sich während der Kernteilung nicht als Centrosom.

II. Die Entstehung der anormalen Stadien.

1. Die asymmetrisch gelegenen Spindeln.

Wie sind die angeführten abnormen Bilder entstanden und was wird aus ihnen?

Über den Ursprung der asymmetrischen Spindellage können wir auf experimentellem Wege einige Aufklärung gewinnen, wenn wir

Digitized by Google

uns dabei der Kenntnisse bedienen, die wir über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration auf das Gedeihen von *Acanthocystis aculeata* gewonnen haben. Wie die folgenden Tabellen lehren, besteht eine Korrelation zwischen der asymmetrischen Lage und dem Abstande der Zentralkörner voneinander.

Tabelle 1.

Abstand der Zentralkörner in μ	36	35	34	33	32	31	30	29	28	27	26	25	Gesamtzahl der Tiere	Durchschnitt des Abstandes der Zentralkörner: $M \pm 3\,m$
Asymmetrisch gel. Spindeln	2	2	1	4	10	7	6		1				33	$31{,}91 \pm 0{,}93\,\mu$
Normal gel. Spindeln					1†		1	2	2	2	1	1	10	$28{,}1 \pm 1{,}83\,\mu$

Tabelle 2.

Abstand der Zentralkörner in μ	31	30	28	27	26	25	24	23	22	21	20	19	16	Gesamtzahl der Tiere	Durchschnitt des Abstandes der Zentralkörner: $M \pm 3\,m$
Asymmetrisch gel. Spindeln	1	2	1	1	1	1		2		1				10	$26{,}4 \pm 3{,}06\,\mu$
Normal gel. Spindeln		1†					1		1	1	4	1	1	10	$21{,}2 \pm 3{,}33\,\mu$

Beide Tabellen beziehen sich je auf ein einziges Präparat (Fixation 1. FLEMMING-sches Gemisch, 2. Sublimat-Alkohol-Eisessig). Alle Tiere wurden auf dem Stadium der Äquatorialplatte gemessen. Kultiviert in BENECKE-Lösung $\frac{1}{1142}$ m ohne Natriumsilikat. Der Tabelle 1 liegen sämtliche lebensfähigen Individuen des Präparates im Stadium der Metaphase zugrunde.

In Tabelle 1 schwanken die Mittelwerte der beiden Variationsreihen zwischen 32,84—30,98 und 29,93—26,27. Die Reihen sind also unzweideutig verschieden. In Tabelle 2 schwanken die Mittelwerte zwischen 29,46—23,34 und 24,53—17,87. Eine Prüfung der Werte mittels des Quotienten $\frac{\text{Diff}}{m_{\text{Diff}}} = 3{,}45 > 3$ ergibt auch hier die Verschiedenheit der Variationsreihen.

Der Abstand der Zentralkörner ist also im allgemeinen bei asymmetrischer Lage der Kernspindeln größer als bei normalem Stande. Ein Vergleich der Breite normaler und anormaler Tiere zeigt, daß diese schmäler sind als jene. Die mit dem größeren

Digitized by Google

Zentralkornabstand verbundene größere Gesamtlänge der abnormen Stadien wird also ausgeglichen durch geringere Breite, ein Beweis, daß bei beiden Gruppen der *Acanthocystis* die Durchschnittsgröße gleich ist. Es fragt sich nun, wie die Entfernung der Zentralkörner mit der asymmetrischen Lage der Kernspindeln zusammenhängt. Sicherlich ist die asymmetrische Lage nicht die Ursache des großen Abstandes. Denn bei normalem Abstande fehlt der Spindel überhaupt der Platz, merklich näher an ein Zentralkorn heranzurücken als an das andere (vgl. Taf. 17 Fig. 8). Umgekehrt bringt die große Entfernung der Zentralkörner nicht unbedingt eine asymmetrische Spindellage mit sich, wie die auf der Tabelle mit einem † versehenen Zahlenangaben zeigen. Aus diesen Tatsachen ist zu schließen, daß eine direkte Kausalverknüpfung der beiden Erscheinungen nicht besteht; die größere Entfernung der Zentralkörner ermöglicht nur die durch vielleicht ganz sekundäre Umstände wie Vakuolen, Plasmaströmungen, Nahrungskörper u. ä. bedingte asymmetrische Spindellage. Sie ist die zwar nicht hinreichende, aber doch notwendige Voraussetzung. Wir haben daher auch einen Teil der Bedingungen der Entstehung asymmetrisch gelegener Kernspindeln aufgedeckt, wenn wir etwas über die Ursachen der verschiedenen Entfernung der Zentralkörner ermitteln können. Das ist nun in der Tat möglich. Wenn man die Zellteilung von *Acanthocystis aculeata* im Leben verfolgt, so fällt die verhältnismäßig große Starrheit des Skelettnadelpanzers auf (vgl. Taf. 20). In den Stadien der stärksten Ausdehnung des Zellleibes, also von der Prophase bis zur frühen Anaphase, schließt sich das Nadelwerk dem Protoplasma dicht an, es wird durch den Druck desselben zur Erweiterung gezwungen. Im Stadium der Telophase der Kerne, wenn die einschneidende Furche die beiden Tochterplatten trennt, bleibt dagegen ein Zwischenraum zwischen Plasma und Skelett, der starre Panzer folgt dem Zelleibe nicht. Diese Beobachtungen deuten die Möglichkeit an, daß die Kieselnadelhülle bei der Dehnung des Protoplasmas als Antagonist wirkt, und daß daher beim Fehlen dieser Hemmung die Wirkung der Expansionskraft des Zellplasmas einen größeren Wert erreicht als bei ihrem Vorhandensein. Da nun gerade nur[1]) bei den von mir gezüchteten skeletlosen Tieren die abnormen Teilungsstadien mit vergrößerter Gesamtlänge und damit mit vergrößertem Abstande der Zentralkörner auftreten, scheint hier eine Bestätigung der aufgestellten Annahme vorzuliegen.

[1]) Über die Ausnahmen siehe später.

Digitized by Google

Exakt beweisen läßt sie sich aber nur, wenn gezeigt werden kann, daß die Wasserstoffionenkonzentration, die ja in den Si-haltigen und Si-freien Kulturen verschieden ist, keinen Einfluß auf die Entstehung der größeren Entfernung der Zentralkörner hat.

Versuch 3. Kulturen ohne Kieselnadelpanzer.

A. Kulturflüssigkeit: Benecke-Lösung $\frac{1}{1142}$ m. pH = 7,0. Viele asymmetrisch gelegene Spindeln (als „Indikator" für größeren Abstand der Zentralkörner).

B. Kulturflüssigkeit: Benecke-Lösung $\frac{1}{1142}$ m, deren OH-Ionengehalt durch Zusatz von Na_2CO_3 dem einer natriumsilikathaltigen gleichgemacht worden war. pH = 8,1.
Viele asymmetrisch gelegene Spindeln.

Der Versuch zeigt, daß bei verschiedener H-Ionenkonzentration doch dieselbe Erscheinung auftritt. Da außerdem die H-Ionenkonzentration in B gleich der in einer Si-haltigen Lösung ist, in B aber abnorme Stadien auftreten, die in der Si-haltigen Lösung fehlen, so ist unsere Annahme bewiesen.

Nur ein Einwand ließe sich noch erheben: Gleichzeitig mit dem Einfluß des Kieselsäurepanzers ist auch der möglicherweise vorhandene Einfluß des Si ausgeschaltet. Er muß daher noch geprüft werden. Zu dieser Prüfung zeigte sich ein Weg, der Resultate gab, welche unserer bisherigen Annahme zu widersprechen schienen. Wenn man nämlich Kulturen in Si-haltiger Lösung mit verschiedener H-Ionenkonzentration ansetzte, waren umgekehrt wie im Versuch 3 nur normale Teilungsstadien zu fordern.

Versuch 4. Kulturen mit Kieselsäurepanzer.

A. Kulturflüssigkeit: Benecke-Lösung $\frac{1}{1142}$ m + Natriumsilikat 0,005 %. pH = 8,1.
Normale Stadien.

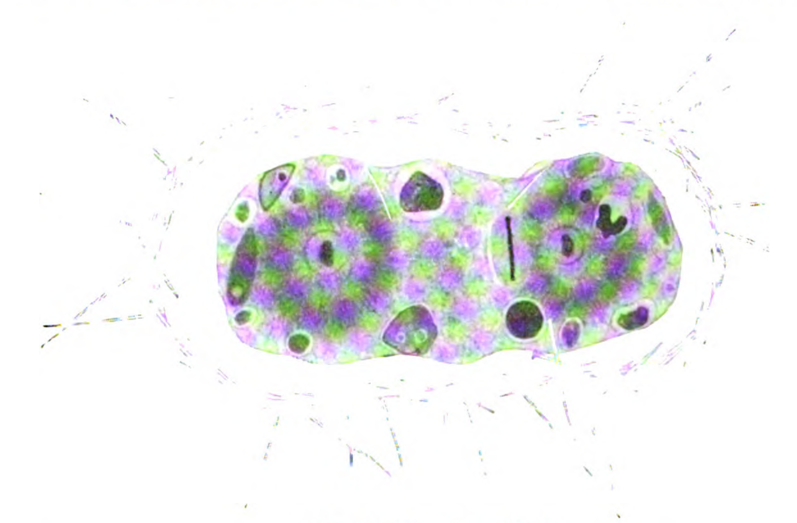
B. Kulturflüssigkeit: Benecke-Lösung $\frac{1}{1142}$ m + Natriumsilikat 0,005 %, deren Wasserstoffionenkonzentration durch Zusatz von KH_2PO_4 der einer Benecke-Lösung ohne Natriumsilikat gleichgemacht war. pH = 7.4.
Viele asymmetrisch gelegene Spindeln.

Der Versuch erfüllte also die Erwartung nicht. Eine genaue mikroskopische Untersuchung klärte jedoch den Widerspruch auf. Das Nadelskelet der Formen aus 4 B unterscheidet sich nämlich sofort durch sein äußerst lockeres Gefüge von dem der Formen aus 4 A. Außerdem schließt der Panzer nicht dicht an das Plasma

Digitized by Google

an, sondern wird durch eine Gallertschicht von dem Zelleib getrennt [1]). Daher kann eine antagonistische Wirkung des Skelets nicht auftreten und das Erscheinen asymmetrisch gelegener Spindeln ist gerade ein Beweis für die Richtigkeit unserer Annahme. Andererseits ist aber sowohl in 4 A, als auch in 4 B Silicium vorhanden; es zeigt sich also ohne Einfluß auf die größere oder geringere Entfernung der Zentralkörner.

Schließlich müssen noch einige weitere scheinbare Ausnahmen erwähnt werden. In sehr seltenen Fällen treten nämlich auch in der normalen Si-haltigen Benecke-Lösung die abnormen Stadien auf. Es handelt sich hierbei fast immer um extrem vollgefressene, unförmig



Textfig. K. *A. aculeata.*
Abnormes Teilungsstadium mit asymmetrisch gelegener breiter Kernspindel, Fl. S.L. Si. 950fach.

große Individuen oder um Tiere, bei denen sich, wahrscheinlich infolge vorausgegangener Hungerperiode, zwischen Skelethülle und Zellplasma ein ähnlicher Zwischenraum gebildet hat, wie er in geringerem Maße bei den Formen aus 4 B zu beobachten war (Textfig. K). In beiden Fällen ist es verständlich, daß die die Ausdehnung des Zelleibes hemmende Wirkung des Nadelpanzers nicht zur Geltung kommen kann. Bei den unförmig großen Tieren ist das Skelet

[1]) Die primäre Ursache zu diesen Erscheinungen kann nur in der veränderten H-Ionenkonzentration liegen, sei es, daß diese einen Einfluß auf die Kittsubstanz der Nadeln hat, oder daß die nachweisbar stärkere Ausbildung der Gallerthülle hier wirksam ist.

Digitized by Google

verhältnismäßig zu schwach, bei den anderen Individuen steht es überhaupt nur durch die zarte nachgiebige Gallerthülle mit dem Plasma in Verbindung. So bestätigen auch diese Ausnahmen nur unsere Feststellung, daß eine der Ursachen der Entstehung eines großen Zentralkörnerabstandes und damit des Auftretens asymmetrisch gelegener Kernspindeln das Fehlen des mechanisch der Plasmaausdehnung entgegenwirkenden Skeletpanzers ist.

Es sei hier noch einmal betont, daß damit nur ein Faktor im Zellteilungsmechanismus aufgeklärt ist. Das zeigt schon die Tatsache, daß in derselben Kultur neben den abnormen Stadien stets in größerer Zahl normale auftreten. Über das allgemeine Problem der Zellteilungsmechanik sagen die Versuche nichts aus.

2. Die mehrkernigen Stadien.

Auf die Frage, wie es zum Vorhandensein mehrerer Kerne kommt, läßt sich nur eine weniger zwingende Antwort geben als auf das Problem der Entstehung asymmetrisch gelegener Spindeln. Wenn wir uns die betreffenden Bilder ansehen, so erhalten wir den Eindruck, daß ein Zusammenhang zwischen asymmetrischer Spindellage und Mehrkernigkeit besteht (Taf. 19 Fig. 56 u. Textfig. H). Bei der Betrachtung von Bildern wie Fig. 54 Taf. 19 (vgl. auch Fig. 55) bemerkt man, daß die Kernspindel außerordentlich breit und konzentrisch um das Zentralkorn gewölbt ist und daß die Chromosomen durch verhältnismäßig weite Zwischenräume voneinander getrennt sind. Dies letzte beruht darauf, daß die Fig. 54 nur einen optischen Schnitt durch das Tier darstellt. In Wirklichkeit sieht nämlich die Spindel etwa wie ein Teil einer dickwandigen Hohlkugel aus, den man durch einen tiefen, in tangentialer Richtung verlaufenden Schnitt von dieser abgetrennt hat. Auf der großen Äquatorial„platte“, die so erzeugt wird, können die Chromosomen natürlich nicht so dicht wie normal liegen. Bei dieser Abbildung fällt uns nun schon auf, daß ein Teil der Spindel eine Sonderstellung einnimmt, die Chromosomen dieses Abschnitts liegen an etwas anderer Stelle als die des übrigen größeren Spindelteils. Noch deutlicher zeigt uns jedoch noch ein anderes Bild, wie wir uns die Entstehung mehrerer Spindeln vorzustellen haben (Taf. 19 Fig. 59 a, b). Wieder sehen wir eine verlagerte Kernteilungsfigur; diese Spindel ist aber durch eine tiefe Furche in zwei Teile geteilt, so daß bei gewissen Einstellungen (Fig. 59 a) bereits zwei getrennte Spindeln erscheinen, während eine wenige μ tiefere Einstellung

Digitized by Google

der Mikrometerschraube noch den Zusammenhang der beiden Spindeln lehrt (Fig. 59 b). Von hier zu Bildern wie Textfig. G oder Fig. 56 Taf. 19 ist es dann nur ein kleiner Schritt. Wir dürfen daher die Behauptung als wahrscheinlich zurechtbestehend betrachten, daß die Entstehung mehrerer Kernspindeln während der Kernteilung erfolgen kann und zwar durch Zerteilung einer asymmetrisch gelagerten Äquatorialplatte[1]).

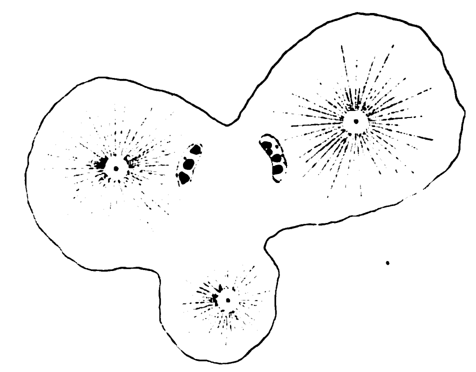
Wir haben es in den einzelnen Spindeln dieser abnormen Tiere also mit Spindeln zu tun, die nur einen Teil des normalen Chromosomenbestandes der *Acanthocystis* besitzen. Das lehrt nicht nur ihre Entstehung, sondern beweist auch häufig ihre geringe Größe. Eine Zählung der Chromosomen war mir in Anbetracht der großen Zahl dieser kleinen Gebilde nicht möglich, es sind wohl weit über 50 im vollwertigen Kern. Immerhin ließ sich mehrfach bei verschiedenen Spindeln eines Individuums eine deutlich verschiedene Chromosomenzahl feststellen; bei der kleinsten Spindel der Textfig. H dürften beispielsweise nur 3 Chromosomen vorhanden sein. Diese Befunde stützen natürlich unsere Aussagen über die Genese mehrerer mitotischer Figuren. Nebenbei sei bemerkt, daß hiermit auch ein neues Beispiel für Zahlenkonstanz der Protistenchromosomen gegeben ist.

Für den Einfluß der asymmetrischen Lage der Zentralkörner auf die Spindelzersplitterung und damit für die Richtigkeit unserer ganzen Auffassung der Entstehung mehrerer Kernspindeln läßt sich noch eine Gruppe von Bildern anführen, nämlich Teilungsstadien mit 3 Zentralkörnern. Es kommt dabei vor, daß ein Zentralkorn seitlich liegen bleibt, während die Kernspindel sich zwischen den beiden anderen befindet (Textfig. L). Häufiger aber sind Stadien wie Fig. 53 Taf. 18, Bilder, die wie die bekannten Figuren disperm befruchteter Seeigeleier (BOVERI, BALTZER u. a.) aussehen. Da unter der größeren Anzahl Prophasen mit drei Zentralkörnern stets nur einkernige Formen angetroffen wurden, müssen wir annehmen, daß die Entstehung zweier Spindeln erst während des späteren Teilungsverlaufes erfolgt. Da andererseits eine Trennung des Kernes in zwei Teile wohl erst dann erfolgen kann, wenn sich das kompakte Caryosom aufgelöst hat, in diesem Stadium aber schon die achromatische Spindel ausgeblldet ist, so ist auch hier der Zeitpunkt der

[1]) Daß der hier geschilderte an das Vorhandensein einer Spindel geknüpfte Prozeß nicht erst während der Anaphase erfolgt, ist wegen der schnellen Bewegung der Tochterplatten unwahrscheinlich. Bilder, die dafür oder gar für eine Kernzerteilung während der Prophase oder im Ruhezustande sprechen, sah ich nicht.

Digitized by Google

Spindelzerreißung wahrscheinlich die Metaphase. Angedeutet, aber wohl durch die verspätete Teilung des benachbarten Zentralkorns nicht ausgeführt, sieht man den Prozeß der Teilung der Kernspindel auf Taf. 19 Fig. 55. Die Stadien, die den Vorgang der Spindelzerreißung direkt zeigen, sind mir bei der immerhin geringen Zahl dieser abnormen Tiere leider nicht begegnet. Doch fanden sich auch Bilder, wo die beiden Spindeln im Gegensatz zu Fig. 53 Taf. 18 sich an Größe erheblich unterschieden.



Textfig. L. *A. aculeata*.
Abnormes Teilungsstadium mit 3 Zentralkörnern und 2 Tochterkernen in Rekonstruktion.
S.A.A. H. 1335fach.

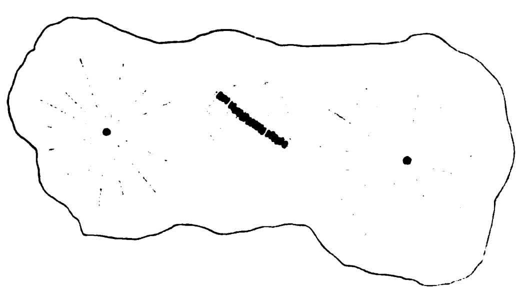
Über die Ursachen der Zersplitterung der Kernspindeln vermag ich nichts Bestimmtes zu sagen. Doch ist die Vermutung wohl erlaubt, daß dieser Vorgang mit dem Vorhandensein des Zentralkorns in Beziehung steht. Wir haben diese Annahme auch bereits benutzt, indem wir die Teilung der Spindeln mit ihrer asymmetrischen Lage zu den Zentralkörnern in Verbindung brachten. Dies ist natürlich nicht der einzige Anhaltspunkt. Wir sehen nämlich auch sonst Veränderungen an der Kernteilungsfigur, die nur dann auftreten, wenn diese dem einen Zentralkorn näher liegt als dem anderen. Es ist dies die bei den asymmetrisch gelegenen Spindeln so häufige breite Gestalt derselben (Textfig. K, Fig. 54, 55, 61 Taf. 19) und die hiermit oft verbundene konzentrische Wölbung der Äquatorial-„platte" um das benachbarte Zentralkorn. In anderen Fällen zeigt sich merkwürdigerweise gerade das Gegenteil; anstatt, daß die ganze Spindel abgeplattet erscheint, läuft die dem Zentralkorn zugekehrte Spindelhälfte spitzer zu als die abgewandte (vgl. Fig. 51 Taf. 18). Schließlich sei in diesem Zusammenhang auch noch eine Beobachtung Schaudinn's hervorgehoben, der feststellte, daß das Caryosom von *Acanthocystis turfacea* Cart. „in zahlreiche radiär zum Zentralkorn gerichtete Spitzen ausgezogen" ist.

Diese Beobachtungen versetzen uns in eine merkwürdige Lage. Wir hatten einwandfrei zeigen können, daß das Zentralkorn bei der Mitose nicht als Centrosom in Erscheinung tritt. Es konnte somit leicht die Vorstellung erweckt werden, daß das Zentralkorn des

Digitized by Google

ausgebildeten Heliozoons nichts anderes darstellt als einen Stützpunkt für die Achsenfäden. Hier scheint es nun, als ob dem Zentralkorn doch weitergehende Eigenschaften zugeschrieben werden müßten und zwar Eigenschaften, die mit der Wirkungsweise eines Centrosoms Ähnlichkeit haben. Man denke nur an die Analogie des erwähnten Beispiels des Caryosoms von *Acanthocystis turfacea* mit den Bukettstadien während der Keimzellenentwicklung der Metazoen. Hier ein Konvergieren der Chromatinschleifen auf das Centrosom bzw. das Centriol, dort dieselbe Erscheinung von Ausläufern des Caryosoms auf das Zentralkorn. Hier wie dort sind uns aber die Ursachen des beobachteten Tatbestandes unbekannt. Sollten wir es wirklich mit dem Wesen nach übereinstimmenden Vorgängen zu tun haben, so ist es möglich, daß vielleicht das Zentralkorn der Heliozoen, obgleich es selbst kein typisches Centrosom ist, dennoch den Weg weist, wie man der Frage nach der physiologischen Natur des Metazoencentrosomes näher kommt. Wenn es gelingt, die abnormen mehrkernigen Stadien der Heliozoen in größerer Zahl als ich es vermochte, experimentell zu erzielen, könnte diese Möglichkeit bereits gegeben sein.

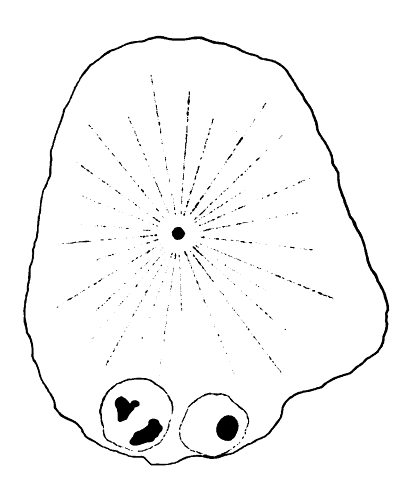
Es wurde oben darauf hingewiesen, daß in allen abnormen Stadien ein Pol der Spindel gewöhnlich auf das am nächsten gelegene Zentralkorn gerichtet ist. Das läßt sich ohne die Annahme einer unbekannten Kraft des Zentralkorns erklären. Wenn nämlich die ausstrahlenden Achsenfäden fest sind, so ist es bei der Länge der Kernspindel nicht möglich, daß sie quer zu ihnen steht, da diese Gebilde sie dann an der Ausbildung hindern würden. Ungestört kann jedoch die Spindel entstehen, wenn ihre Achse eine radiale Lage in bezug auf das Zentralkorn einnimmt. Dieser Erklärung fügt sich auch ein Ausnahmefall (Textfig. L_1). Hier ist der Abstand der beiden Schwesterzentralkörner so groß, daß die in der Mitte von ihnen liegende mitotische Figur sich nicht mehr im Bereich der Achsenfäden befindet. Sie nimmt daher eine zwanglose Lage in bezug auf die Zentralkörner ein.

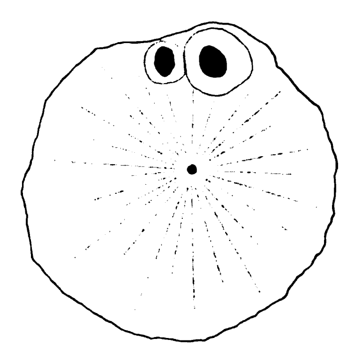


Textfig. L_1. *A. aculeata.*
Abnormes Teilungsstadium; Pole der Spindel nicht auf ein Zentralkorn gerichtet. S.A.E. Häm. Si. neutralisiert. Kieselnadeln fortgelassen. 1335fach.

Digitized by Google

Was wird nun aus diesen abnormen mehrkernigen Stadien? Die einzelnen Spindeln der Tiere mit zwei Zentralkörnern durchlaufen für sich ungestört die der Metaphase folgenden Stadien, so daß es eine Anzahl kleiner Tochterkerne ergibt. Sie können regelmäßig auf die beiden entstehenden Tochtertiere verteilt werden (Textfig. M, N). Bei den zuletzt besprochenen Formen mit drei

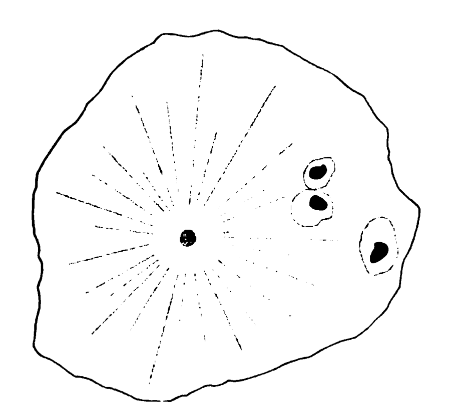


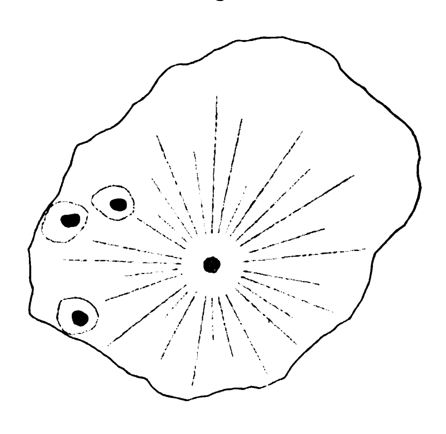


Textfig. M. *A. aculeata.*
Zwei Tochtertiere mit je drei Kernen. Die Individuen haben auf dem Präparat einen etwas größeren Abstand voneinander. Fl. S.L. Gepr. 1335 fach.

Textfig. M.

Zentralkörnern erhalten zwei Tochtertiere je einen, das dritte zwei Kerne (Textfig. O), während aus Teilungsstadien, wie Textfig. L, zwei einkernige und ein kernloses Individuum hervorgeht. Hierbei ist allerdings vorausgesetzt, daß die Zelldurchschnürung auch voll-

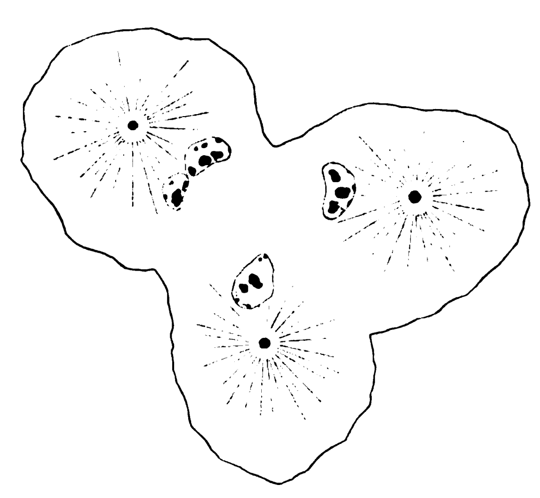




Textfig. N. *A. aculeata.*
Zwei Tochtertiere mit je drei Kernen. Fl. S.L. Gepr. 870 fach.

Digitized by Google

ständig erfolgt. Dies trifft aber wohl zu, da die Teilungsfurche auf Textfig. L schon recht tief ist. Sehr merkwürdig ist, daß diese abnormen Formen sich selbst dann wieder fortpflanzen können, wenn durch eine unregelmäßige Verteilung der rekonstruierten Kerne bei der Entstehung der Tochtertiere nur ein einziger kleiner Kern in das eine Individuum gelangt (Taf. 19 Fig. 57, 58). Sehr auffällig ist dabei auch, besonders bei Fig. 57, das Mißverhältnis in den Kern- und Plasmavolumina. Hier kann von einer Konstanz der Kernplasmarelation keine Rede sein. Man wird nach unseren allgemeinen Anschauungen von der Bedeutung des Kerns und der Chromosomen allerdings nicht annehmen, daß solche Formen mit „unterwertigen" Kernen dauernd am Leben bleiben. Weniger wundert es uns, daß Individuen wieder zur Teilung schreiten, die den ganzen Chromosomensatz auf mehrere kleine Kerne verteilt erhalten haben. Ein Teil der Abbildungen, auf denen sich die Kernspindeln in der Nähe verschiedener Zentralkörner befinden, bezieht sich sicherlich auf solche Formen (Textfig. I?, H).



Textfig. O. *A. aculeata.* Stamm III. Individuum mit drei Zentralkörnern und vier in Rekonstruktion begriffenen Tochterkernen. Si. (Nadeln nicht eingezeichnet). Fl. S.L. 1335 fach.

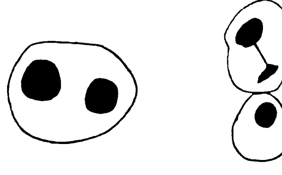
Hieran anschließend seien noch zwei eigenartige Beobachtungen erwähnt, bei denen die Summe der Kerne zweier Tochtertiere eine ungerade Zahl darstellt. Im ersten Fall erhielt das eine Tochtertier zwei, das andere einen Kern (Textfig. P). Im zweiten Fall fielen auf das eine Individuum drei, auf das andere zwei Kerne (Textfig. Q). Diese Vorkommnisse lassen sich vor allem durch zwei Annahmen erklären[1]: 1. dadurch, daß ein Kern ungeteilt geblieben ist, 2. durch folgendes: Wenn wir beispielsweise die Individuen der

[1]) Von der Erörterung aller Möglichkeiten sei abgesehen, da die Frage keine allgemeine Bedeutung hat.

Digitized by Google

Textfig. Q betrachten, so können wir annehmen, daß hier während der Teilung drei Spindeln vorhanden waren, ähnlich wie in Taf. 19 Fig. 56. In der Anaphase haben sich dann die Tochterplatten, die von dem benachbarten Zentralkorn weggewandt standen, getrennt zu den drei

Textfig. P1.



Textfig. P2.

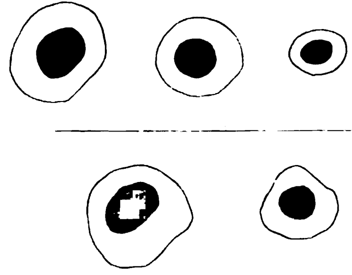
Textfig. P. *A. aculeata.*
1. Gesichtsfeld des Mikroskopes mit zwei aus einer Teilung hervorgegangenen Tochtertieren in der Mitte, das linke mit zwei, das rechte mit einem Kern in Rekonstruktion. 220 fach.
2. Die Kerne stärker vergrößert. 1335 fach. Fl. S. L

Tochterkernen rekonstruiert. Die anderen drei dagegen, die dem Zentralkorn näher lagen, haben sich wegen der radialen Richtung der Spindeln aneinander dicht angelegt, so daß zwei von ihnen ver-

Digitized by Google

schmolzen sind und dies Tochtertier nur zwei Kerne erhielt, die allerdings zusammen gleichen Wert wie die drei des anderen Tochter-

Textfig. Q 1.



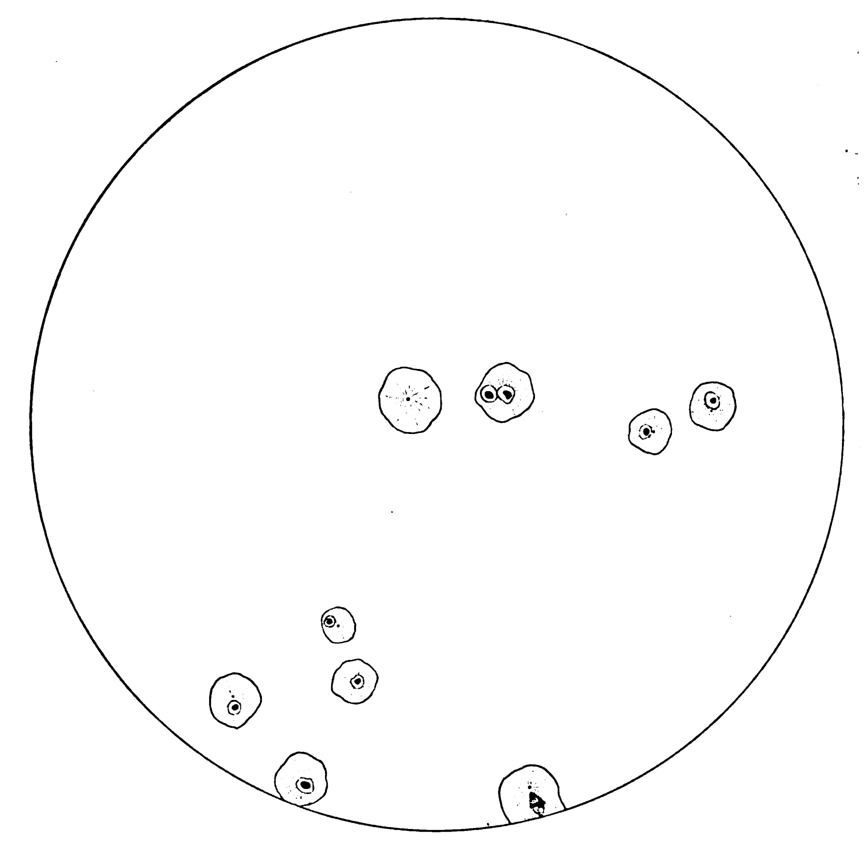
Textfig. Q 2.

Textfig. Q. *A. aculeata.*
1. Gesichtsfeld des Mikroskopes mit zwei aus einer Teilung hervorgegangenen Tochtertieren in der Mitte, das obere mit 3, das untere mit 2 Kernen. Fl. S.L. 220 fach.
2. Die Kerne stärker vergrößert. 1410 fach.

tieres haben. Entsprechend wäre der erste beschriebene Fall aufzufassen. Welche Erklärung zutreffend ist, läßt sich in unserem

Digitized by Google

Beispiel (Textfig. Q) nicht sagen. Aus den Größenverhältnissen der völlig rekonstruierten Tochterplatten in dem zwei- bzw. dreikernigen Individuenpaar kann man weder den Schluß ziehen, daß ein Kern in einem Tier zwei Kernen im anderen entspricht, wie es die Annahme der Vereinigung zweier Kerne verlangen würde, noch das je zwei Kerne gleichwertig sind, während der dritte überzählig ist, wie



Textfig. R. *A. aculeata.*
Gesichtsfeld des Mikroskopes mit zwei aus einer Teilung hervorgegangenen Tochtertieren in der Mitte, das linke kernlos, das rechte mit zwei Kernen. Fl. S.L. 220fach.

es die erste Annahme fordert. Dagegen weisen die beiden Heliozoen mit zwei bzw. einem Kern (Textfig. P) auf den Verschmelzungsprozeß hin, da sich alle Kerne in Rekonstruktion befinden. Dies schließt natürlich aus, daß ein Kern sich nicht geteilt hat.[1])

[1]) Man kann allerdings bezweifeln, ob der rechte Kern der Textfig. P1 sich in Rekonstruktion befindet, da die beiden Caryosomteile völlig kugelig sind, was

Digitized by Google

Auf eine ganz andere als die bisher betrachtete Art können auch sonst noch zweikernige Individuen entstehen, dann nämlich, wenn die Zellteilungsfurche so einschneidet, daß die aus einer wahrscheinlich asymmetrisch gelagerten vollwertigen Spindel entstehenden Tochterkerne gemeinsam in das eine Tochterindividuum gelangen, während das andere leer ausgeht (Textfig. R). Das kernlose Individuum zerfällt gewöhnlich allmählich. Es ist mir jedoch auch einmal ein Teilungsbild vorgekommen, wobei die Zentralkörner bereits weit auseinander gerückt waren und das Plasma in der Mitte eine schwache Einschnürung aufwies (Taf. 19 Fig. 60). Überhaupt bleiben diese „Moneren" immerhin einige Zeit mit ausgestreckten Axopodien wie normale Tiere am Leben.

Alle diese Beobachtungen, die Licht werfen auf die Natur des Zentralkorns, wurden an *Acanthocystis aculeata* gemacht. Bei *Astrodisculus* habe ich fast nichts Derartiges gefunden, schon deshalb, weil die siliciumfreie Nährlösung auf diese skeletlose Form keinen Einfluß ausübt. Dasselbe gilt für *Acanthocystis myriospina*, die auch nur ein sehr zartes Skelet besitzt. Bei diesen Formen ist also der Zellteilungsmechanismus auf das Fehlen eines starken Skeletpanzers eingestellt. Immerhin deuten ab und zu auftretende zweikernige und kernlose Individuen bei beiden Arten auf ähnliche Stadien hin. Bei *Astrodisculus* fand sich auch einmal eine asymmetrische Kernspindel (Taf. 19 Fig. 70), allerdings in etwas anderem Sinne asymmetrisch als bei *Acanthocystis aculeata*. Auf Teilung eines zweikernigen Individuums deutet ein Fall wie Textfig S hin (hier ist das eine Tochtertier mit einem benachbarten Individuum eine Freßgemeinschaft eingegangen). Bei der im speziellen Teil geschilderten völligen Übereinstimmung aller untersuchten Formen lassen sich aber wohl die über das Zentralkorn der *Acanthocystis aculeata* gewonnenen Ergebnisse unbedenklich auf die ganze Gruppe übertragen.

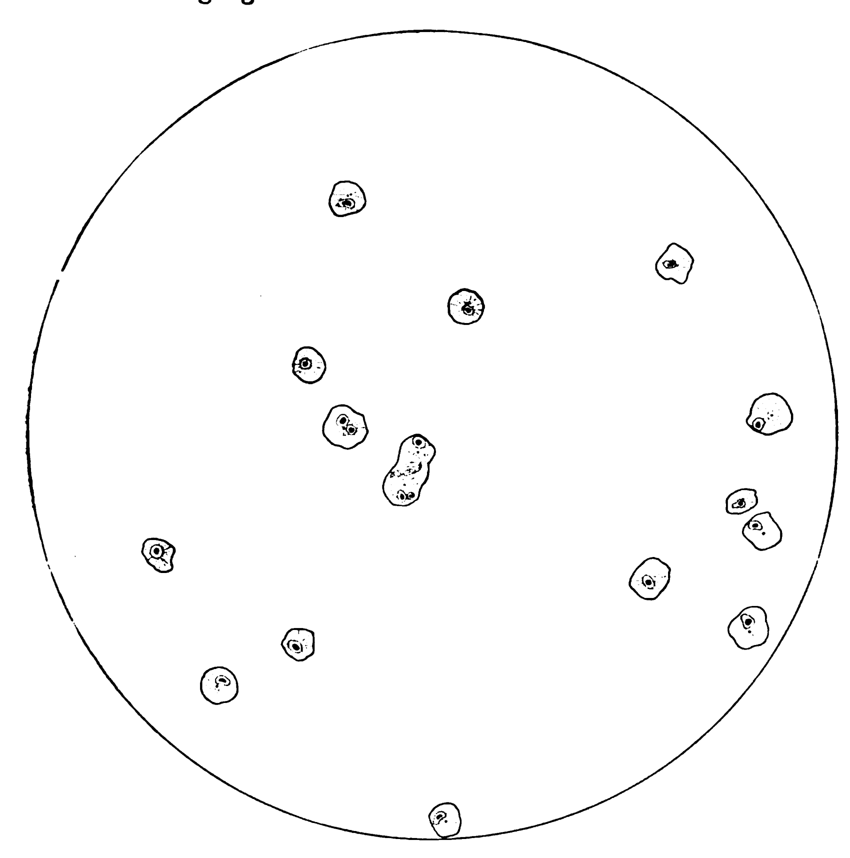
Am Schlusse möchte ich noch einige Bemerkungen zur Teilungsphysiologie der *Acanthocystis* machen. Es ist zunächst festzustellen, daß Kern und Zentralkorn in ihrer Teilung direkt nicht miteinander verknüpft sind. Das beweisen am klarsten die Fig. 51 Taf. 18,

---

sonst nicht zu beobachten ist. Der Fall wäre somit auch hier darauf zurückzuführen, daß ein Kern ungeteilt blieb, und das Bild dieses Kernes als Degenerationsstadium aufzufassen. Da ich aber sonst unter degenerierenden Tieren nie Ähnliches gesehen habe und da dann die Kerne des anderen Individuums trotz ihres erheblichen Größenunterschiedes als zusammengehörig angesehen werden müßten, halte ich diesen Kern mit zwei Caryosomen doch für ein Rekonstruktionsstadium.

Digitized by Google

Teilung des Kernes bei Vorhandensein nur eines Zentralkornes und Fig. 60 Taf. 19, Teilung des Zentralkornes ohne Vorhandensein eines Kernes. Man wird als gemeinsamen Auslösungsfaktor wohl das Plasma betrachten dürfen, das damit auch die normale Koordination der Vorgänge bewirkt.

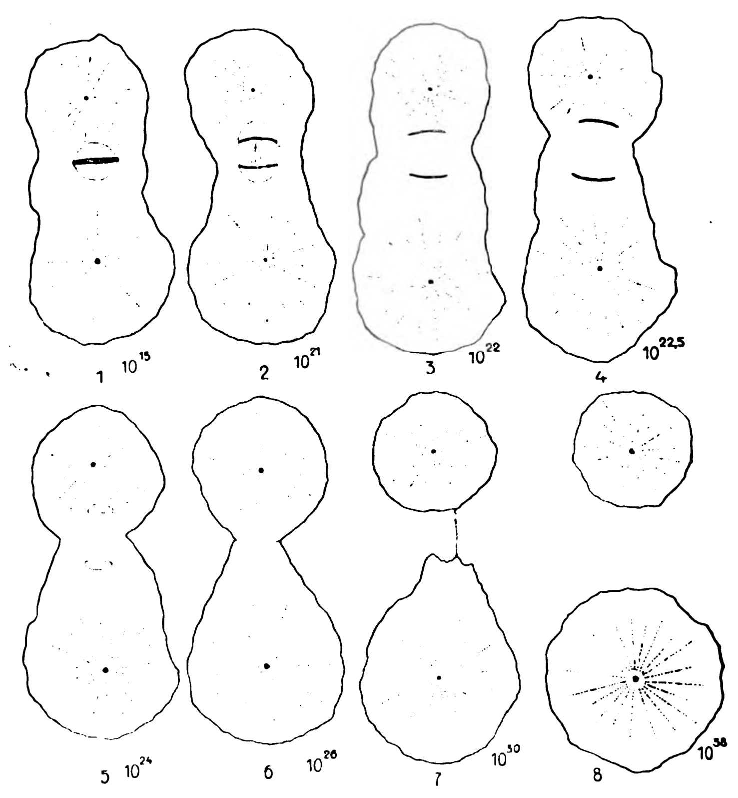


Textfig. S. *Astrodisculus radians.*
Gesichtsfeld des Mikroskopes mit zwei aus einer Teilung hervorgegangenen Tochtertieren in der Mitte, beide zweikernig (das rechte ist in Freßgemeinschaft mit einem normalen Individuum). Fl. S.L. 220fach.

Was nun die Zellteilung anbetrifft, so wird sie sicherlich beeinflußt durch die Tochterplatten während der Anaphase. Das zeigt die Lebendbeobachtung von Tieren mit verlagerter Spindel, wo die Zellteilungsfurche nicht in der Mitte zwischen den Zentralkörnern, sondern genau in der Mitte zwischen den auseinanderweichenden Tochterplatten einschneidet (Textfig. U). Das Ergebnis

Digitized by Google

sind dann häufig zwei verschieden große Tochtertiere. Die Zeitdauer des Teilungsprozesses ist bei diesen Individuen gewöhnlich stark verlängert (vgl. S. 454). Daß die Lage der Teilungsfurche übrigens



Textfig. T. *Acanthocystis aculeata.*
Acht Stadien der Teilung eines Individuums mit asymmetrisch gelegener Kernspindel nach dem lebenden Objekt. Pseudopodien nicht eingezeichnet. Asymmetrische Lage der Zellteilungsfurche. Tochtertiere verschieden groß. 650 fach.

auch autonom durch das Zellplasma (oder unter Einwirkung der Zentralkörner?) erfolgen kann, lehren uns die Fälle, wo das eine Tochtertier zwei, das andere keinen Kern erhält.

Zusammenfassung.

1. Die Untersuchungen wurden angestellt an den Heliozoen *Acanthocystis aculeata* Hertwig und Lesser, *Acanthocystis myriospina* Penard und *Astrodisculus radians* Greeff. Die beiden letzten Formen ergaben keine prinzipiellen Abweichungen von der am eingehendsten bearbeiteten ersten Art.

Digitized by Google

2. Die Acanthocystideen wurden in Bennecke-Lösung von $\frac{1}{1142}$ m mit oder ohne Zusatz von 0,005 % Natriumsilikat rein gezüchtet und gefüttert mit auf Agarplatten kultivierten (nicht bakterienfreien) Reinkulturen von *Chlorogonium euchlorum* Ehrbg.

3. *Acanthocystis aculeata* bedarf des Siliciums zu ihrem Gedeihen nicht. Die Unterschiede in dem Verhalten der Kulturen in Si-freier und Si-haltiger Lösung beruhen auf der durch Zusatz von Natriumsilikat veränderten H-Ionenkonzentration. Für *Acanthocystis aculeata* Stamm I liegt das Minimum der für das Leben notwendigen H-Ionenkonzentration etwa bei $p_H = 7{,}4$.

4. *Acanthocystis aculeata* besitzt eine mehr oder weniger breite sehr zarte Gallerthülle. Damit steht wahrscheinlich die Art der Nahrungsaufnahme und die Defäkation vermittels Lobopodien in Zusammenhang.

5. Bei der Mitose der Zweiteilung treten in der Prophase im Außenkern spiremartige Strukturen auf, die wieder verschwinden. Dann zerfällt das Caryosom in einen Haufen von Körnern, die die Chromosomen darstellen. Die Kernspindel entsteht aus dem die Chromosomen umgebenden Kernraum ohne Beteiligung des Plasmas. Die Chromosomen sind erst kugelig, dann stäbchenförmig und schnüren sich in der Anaphase quer durch. Es läßt sich allerdings zeigen, daß die Chromosomendurchschnürung im Prinzip eine Längsteilung darstellt. Die Rekonstruktion der Tochterkerne erfolgt durch Auflockerung der Tochterplatten zu Körnchen, die im Kernlumen liegen, dann durch Auftreten von größeren Brocken unter gleichzeitigem Verschwinden der Körnchen.

6. Durch eine eingehende Diskussion wird es wahrscheinlich zu machen gesucht, daß im Ruhekern der Acanthocystideen die idiogenerative Komponente im Caryosom, die lokomotorische im Außenkern lokalisiert ist.

7. Mehrkernige Teilungsstadien und asymmetrisch zu den Zentralkörnern gelegene Spindeln zeigen, daß das Zentralkorn bei der Kernteilung nicht als Centrosom fungiert.

8. Es läßt sich experimentell nachweisen, daß die Entstehung asymmetrisch gelegener Kernspindeln in kausalem Zusammenhange steht mit der Ausbildung eines abnorm großen Abstandes der geteilten Zentralkörner. Dieser wird durch das Fehlen eines mechanisch der Plasmaausdehnung entgegenwirkenden Skeletpanzers verursacht.

9. Die abnormen Teilungsstadien mit mehreren kleinen Kernspindeln entstehen primär höchstwahrscheinlich 1. durch Zersplitterung einer asymmetrisch zu den Zentralkörnern gelegenen Kernteilungs-

Digitized by Google

figur während der Metaphase und 2. durch Zersplitterung infolge von Dreiteilung des Zentralkorns auf demselben Stadium.

10. Die Lage der Zellteilungsfurche wird durch die Lage der Kernspindel beeinflußt.

Literaturverzeichnis.

Baltzer, F. (1908): Über mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern. Inaug.-Dissertation, Würzburg.

Bělař, K. (1921): Untersuchungen über Thecamöben der Chlamydophrysgruppe. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.

— (1922): Untersuchungen über den Formwechsel von Actinophrys sol Ehrbg. 1. Die Morphologie des Formwechsels. Arch. f. Protistenk. Bd. 46.

Boveri, Th. (1897): Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. Sitz.-Ber. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg.

— (1900): Zellenstudien. Heft IV: Über die Natur der Centrosomen. Jena.

Buchner, P. (1910): Von den Beziehungen zwischen Centriol- und Bukettstadium. Arch. f. Zellforsch. Bd. 5.

Hartmann, M. (1914): Rhizopoda. Handwörterb. d. Naturwiss. Jena.

— (1917): Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonadinen (Volvocales). 1. Mitteil. Über die Kern- und Zellteilung von Chlorogonium elongatum Dangeard. Arch. f. Protistenk. Bd. 39.

— (1919): Untersuchungen über die Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Phytomonadinen (Volvocales). 3. Mitteil. Die dauernd agame Zucht von Eudorina elegans, experimentelle Beiträge zum Befruchtungs- und Todproblem. Arch. f. Protistenk. Bd. 43.

Hertwig, R. (1877): Studien über Rhizopoden. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 11.

— u. Lesser (1874): Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 10 (Supplement).

Jollos, V. (1923): Flagellata. in: Kükenthal, Handb. d. Zool. Bd. 1.

Kemnitz, G. von (1912): Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Arch. f. Zellforsch. Bd. 7.

Keysselitz, G. (1908): Studien über Protozoen. Arch. f. Protistenk. Bd. 11.

Kühn, A. (1916): Über die Beziehungen zwischen Plasmateilung und Kernteilung bei Amöben. Zool. Anz. Bd. 48.

— (1920): Untersuchungen zur kausalen Analyse der Zellteilung. I. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 46.

Meves u. von Korff (1901): Zellteilung von Myriopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 57.

Nöller, F. (1922): Die wichtigsten parasitischen Protozoen des Menschen und der Tiere. Berlin.

Penard, E. (1904): Les héliozoaires d'eau douce. Genève.

Rhumbler, L. (1923): Rhizopoda. in: Kükenthal, Handb. d. Zool. Bd. 1.

Richter, O. (1909): Zur Physiologie der Diatomeen. I. Mitteil.: Sitz.-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Kl. Bd. 68. II. Mitteil.: Denkschriften d. mathem.-naturw. Kl. d. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 84.


Digitized by Google

SCHAUDINN, F. (1896): Über das Zentralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. Verhandl. d. deutsch. Zool. Ges. Bd. 6. (Hier auch die ältere Literatur über Acanthocystideen.)
— (1896a): Heliozoa. in: Das Tierreich, Probelieferung.
SCHULZE, F. E. (1874): Rhizopodenstudien. II. Arch f. mikr. Anat. Bd. 10.
ZUELZER, M. (1909): Bau und Entwicklung von Wagnerella borealis MERESCHK. Arch. f. Protistenk. Bd. 17.

Tafelerklärung.

Tafel 16–20.

Die Zeichnungen sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat in Objekttischhöhe entworfen. Als Objektiv diente, wo nichts anderes angegeben, ZEISS Apochromat-Immersion 2 mm in Verbindung mit den Comp. Oc. 4, 6, 8, 12. Dies entspricht den Vergrößerungen 650fach, 950fach, 1350fach und 1950fach. Sämtliche Zeichnungen bis auf Fig. 38 sind nach Totalpräparaten entworfen.

Abkürzungen: Fl. = FLEMMING's starkes Gemisch; S.A.E. = Sublimat-Alkohol-Eisessig; S.A.A. = Sublimat-absoluter Alkohol-Eisessig; S.E. = Sublimat-Eisessig; S.L. = Safranin-Lichtgrün; H. = Hämalaun (sauer nach MAYER); Si. bedeutet, daß der Figur ein Tier aus einer siliciumhaltigen Kultur zugrunde liegt. Gepr. = gepreßt (die betreffenden Individuen erscheinen durch die Abplattung größer).

Tafel 16. *Acanthocystis aculeata.* Fl. S.L. Vergr. außer Fig. 5 1350fach.

Fig. 1. Habitusbild aus siliciumhaltiger Kulturlösung. Gepr.
Fig. 2. Habitusbild aus siliciumfreier Kulturlösung. Gepr. Binnenkorn!
Fig. 3—7. Teilung.
Fig. 3. Prophase. Verdoppeltes Binnenkorn! Gepr.
Fig. 4. Prophase. 1950fach. Gepr.
Fig. 5. Prophase. Körnchen im Caryosom. Si. ZEISS hom. Imm. $^1/_{12}$. 1200fach.
Fig. 6. Prophase. Zerfall des Caryosoms. Si.
Fig. 7. Übergang zur Metaphase. Si.

Tafel 17. *Acanthocystis aculeata.* Fl. S.L.

Fig. 8—13 Teilung. Si. 1350fach.
Fig. 8. Metaphase.
Fig. 9—11. Anaphase.
Fig. 12 u. 13. Telophase.
Fig. 14. Prophase mit drei Zentralkörnern (zwei größere, ein kleines). Gepr. 950fach.
Fig. 15. Fädiger Zerfall des Caryosoms im Übergang zur Metaphase. 1950fach. Si. Gepr.

Tafel 18. *Acanthocystis aculeata.*

(Wenn nicht anders angegeben Klon I.) Wo nichts anderes bemerkt, Vergrößerung 1950fach und Fl. S.L. In den Fig. 16—24, 41 u. 42 ist Zentralkorn und Kern aus verschiedenen Ebenen in die Zeichenebene hineinkombiniert worden. Die Umgebung des Zentralkorns ist hier etwas schematisiert.

Fig. 16. Ruhekern. Si.
Fig. 17—37. Kernteilung.

Digitized by Google

Fig. 17—22. Prophase. Auftreten spiremartiger Strukturen im Außenkern und ihr Verschwinden. Si.

Fig. 23 u. 24. Prophase. Auftreten von Körnchen im Caryosom. Si.

Fig. 25. Späte Prophase. Caryosom vor Zerfall. Si.

Fig. 26. Späte Prophase. Caryosom in Zerfall. S.A.A. H.

Fig. 27. Übergang zur Metaphase. Si.

Fig. 28. Metaphase. S.A.A. Biondi.

Fig. 29 u. 30. Anaphase. Si.

Fig. 31—37. Telophase. Si.

Fig. 31—33. Auflockerung der Tochterplatten.

Fig. 34 u. 35. Auftreten größerer Brocken im Kernlumen.

Fig. 36 u. 37. Verschmelzung derselben zum Caryosom.

Fig. 38. Zentralkorn mit umliegendem Plasma. „Sphäre" aus stark färbbaren Körnern oder Stäbchen. Fl. Eisenhämatoxylin (nach Heid.). Si. 1350 fach.

Fig. 39. Zentralkorn geteilt, fädige Differenzierung zwischen den Hälften. S.A.E. Mann'sche Färbung.

Fig. 40 u. 41. Zwei Stadien der frühen Prophase. Verbindungsstränge der Körnchen deutlich. Gepr. Si.

Fig. 40. Fl. Mann'sche Färbung.

Fig. 42—45. *Acanthocystis aculeata.* Klon II. Si.

Fig. 42. Atypischer Zerfall des Caryosoms („Mantelcaryosom").

Fig. 43. Metaphase mit tonnenförmiger Kernspindel.

Fig. 44. Anaphase mit abgerundeten Polteilen der Spindel.

Fig. 45. Telophase, „Zwischenplatte".

Fig. 46—50. Abnorme Stadien aus einem extrem gepreßten Präparat. Si. (Zentralkorn ungeteilt.)

Fig. 46 u. 47. Auflockerung des Caryosoms.

Fig. 48. Weitere Auflockerung des Caryosoms. Knäuelbildung.

Fig. 49. Weitere Auflockerung des Caryosoms. Ausbildung einer Vakuole im Kernlumen.

Fig. 50. Das Caryosom zu feinen Fäden aufgelockert, die größtenteils an der Oberfläche der Vakuolen liegen.

Fig. 51. Kern in Metaphase. Zentralkorn ungeteilt. S.A.A. H. 1350 fach.

Fig. 52. Individuum mit zwei Kernen in Teilung. Caryosom in bzw. vor dem Zerfall. 1350 fach. Si.

Fig. 53. Individuum mit drei Zentralkörnern und zwei Kernspindeln in Teilung. Metaphase. S.A.E. H. 1350 fach.

Tafel 19.

Acanthocystis aculeata (Fig. 54—61); *Astrodisculus radians* (Fig. 62—70).
Außer Fig. 60 u. 61 Fl. S.L. Abgesehen von Fig. 57 1350 fach.

Fig. 54. Individuum in Teilung, asymmetrisch zu den Zentralkörnern gelagerte Kernspindel. Metaphase. Chromosomen verstreut liegend.

Fig. 55. Individuum in Teilung, drei Zentralkörner, eine Spindel in Metaphase, asymmetrisch gelagert.

Fig. 56. Individuum in Teilung, drei kleine, einem Zentralkorn genäherte Kernspindeln in Metaphase. Gepr.

Digitized by Google

Fig. 57. Individuum in Teilung, eine sehr kleine Kernspindel, Durchschnürung der Chromosomen. 950fach. Gepr.

Fig. 58. Individuum in Teilung, kleine Kernspindel, in Anaphase. Gepr.

Fig. 59a. Individuum in Teilung, Kernspindel zweiteilig in Metaphase. Gepr.

Fig. 59b. Kernspindel von Fig. 59a, Einstellung auf eine etwas tiefere Ebene. Gepr.

Fig. 60. Kernloses Individuum in Teilung. S.A.A. H.

Fig. 61. Individuum in Teilung, breite Kernspindel in Anaphase, asymmetrisch zu den Zentralkörnern gelagert. S.A.A. H.

Fig. 62—70. *Astrodisculus radians.*

Fig. 62. Habitusbild.

Fig. 63. Prophase. Körnchen im Außenkern. Zentralkorn geteilt (die zwei Punkte über bzw. rechts neben dem Kern).

Fig. 64. Prophase. Verschwinden der Außenkernstrukturen.

Fig. 65. Übergang zur Metaphase. Caryosom zerfallen.

Fig. 66. Metaphase.

Fig. 67. Anaphase.

Fig. 68. Beginn der Telophase.

Fig. 69. Ende der Telophase.

Fig. 70. Metaphase. Die Achse der Kernspindel steht schief zur Verbindungslinie der Zentralkörner.

Tafel 20. *Acanthocystis aculeata*, nach dem lebenden Objekt.

Pseudopodien nicht in ganzer Länge gezeichnet. Neben den Abbildungen die Zeitangabe. 1350fach. Si.

Fig. 70. Habitusbild. Im Plasma ein erbeutetes Chlorogonium und eine Verdauungsvakule mit Nahrungsresten.

Fig. 71—80. Teilung.

Fig. 72 u. 73. Prophase.

Fig. 74 u. 75. Übergang zur Metaphase.

Fig. 76. Metaphase.

Fig. 77 u. 78. Anaphase.

Fig. 79 u. 80. Telophase.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Kleinere Mitteilungen.

Neue oder wenig bekannte Protisten. XIII.

Neue oder wenig bekannte Flagellaten. XII.

Zusammengestellt von

A. Pascher.

(Hierzu 19 Textfiguren.)

Chrysomonadinae bzw. Chrysophyceae.

Ochromonas vallesiacea.

CHODAT: **Matériaux pour l'histoire des Algues de la Suisse. V. Quelques nouvelles espèces des Flagellées colorées et d'Algues vertes. Bull. soc. bot. de Genève p. 89 fig. 12.**

Zellen verkehrt eiförmig, vorn leicht ausgerandet und schief abgeschrägt, basal abgerundet. Zwei sehr ungleiche Geißeln, die Hauptgeißel 2—3 mal körperlang, die Nebengeißel um $^2/_3$ kürzer. Stigma in der Nähe der Geißelbasis. Mehr gegen das Vorderende



Fig. 1. *Ochromonas vallesiaca* CHODAT.

ein bandförmiger schraubig gedrehter gelbbraun bis goldgelber Chromatophor. Pulsierende Vakuolen beim Stigma. Plasma granuliert durch Pseudopodienbildung wie durch die Vakuolentätigkeit metabolisch. Ernährung auch animalisch.

Größe 9 μ lang, 6 μ breit.

Steht nach CHODAT der *Ochromonas granulata* KLEBS nahe.

Digitized by Google

Unvollständig beschrieben, da die Kenntnis der Cysten wie des Teilungsvorganges fehlt. Diese Art wäre noch mit den vielen von DOFLEIN beschriebenen Arten zu vergleichen, was in den Nachträgen zur Süßwasserflora geschehen soll.

Phaeogloea nov. gen.

CHODAT: Matériaux pour l'histoire des Algues de la Suisse V. Bull. soc. bot. de Genève p. 87 fig. 12.

Zellen zu vielen unbeweglich in einer formlosen Gallertmasse in der Form einer Kugel verteilt. Einzelzellen kugelig mit zarter, doch deutlicher Membran, und einem (?) zarten wandständigen Chromatophoren, ockerfarbig bis leicht bräunlich, ohne Stigma. Plasma granuliert. Vermehrung entweder durch Zweiteilung der unbeweglichen Zellen, die zuerst nackt und sich aber sehr bald behäuten oder durch Schwärmer, die durch eine Öffnung die zurückbleibende Membran verlassen, eiförmig bis verkehrteiförmig und formveränderlich sind, den einzigen Chromatophoren gürtelförmig und wandständig haben und außerdem einen roten Augenfleck, ferner eine einzige vorn gelegene Vakuole. Zwei sehr ungleiche Geißeln.

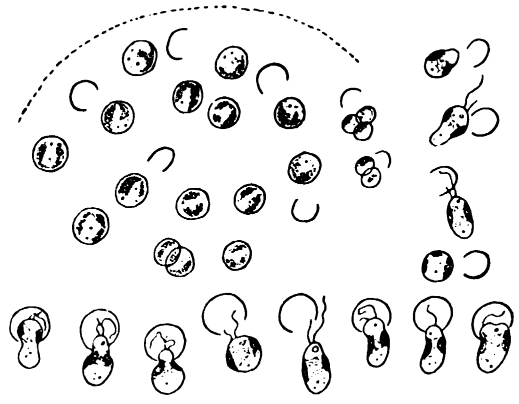


Fig. 2. *Phaeoglea mucosa* CHODAT.

Einzige bis jetzt beschriebene Art:

Phaeogloea mucosa CHODAT a. a. O. (Fig. 2).

Unbewegliche Zellen 5—6 μ lang oder ein wenig größer; Schwärmer 7 μ lang, 4 μ breit. Die Hauptgeißel etwas über körperlang.

Diese im palmelloiden Zustand lebende Chrysomonade — leider ist nicht angegeben, ob ihre Lager festsitzen oder flottieren — gehört zu jener Ausbildung, bei denen das vegetative Leben im unbeweglichen Gallertstadium verbracht wird und die ich seinerzeit als Chrysocapsaceen den beweglichen Formen gegenüberstellte. Sie erinnert in ihren Lagern an *Chrysocapsa* PASCHER, die ebenfalls solche Gallertlager bilden, doch hat diese *Chromulina*-artige, eingeißelige Schwärmer, während *Phaeogloea* eine palmelloid gewordene Ochro-

Digitized by Google

monadae ist. Andere solche Chrysocapsalen sind: *Phaeosphaera* West und mit polarem Wachstum *Hydrurus*.

Es gibt von diesen Chrysocapsalen bei uns noch viele unbeschriebene Formen, die aber nur im lebenden Zustande als solche braune Organismen zu erkennen sind, also sehr bald absterben und dann durch ihre eingetretene Grünfärbung eine richtige Erkennung nicht mehr erlauben.

Bemerkenswert ist, daß bei *Phaeogloea* die Schwärmer aus den Zellen mit dem Hinterende voraus austreten. Cysten und Dauerzustände wurden von Chodat nicht beobachtet.

Chrysostomataceae.

Chodat beschreibt am angegebenen Orte — Bull. soc. bot. Genève p. 81 — eine Familie der Chrysomonaden, die in der Weise charakterisiert ist, daß bei ihr das vegetative Leben nicht im beweglichen Zustande, sondern im Zustande unbeweglicher vegetativer Zellen verlebt wird. Es läge hier eine Art Parallelentwicklung zu den Chrysocapsalen vor, die ja auch dadurch zustande gekommen sind, daß einige Chrysomonaden das sonst nur gelegentlich gebildete, gallertumhüllte Ruhestadium zeitlich immer mehr ausdehnen und dementsprechend das Leben im beweglichen Monadenstadium immer mehr abkürzen, bis es schließlich nur mehr in der Form gelegentlich gebildeter Schwärmer auftritt.

Die von Chodat beschriebenen neuen Gattungen, die er zur neuen Familie der Chrysostomataceen vereinigt, sehen den bekannten Silikatsporen der Chrysomonaden, die durch ihren Porus und ihre Stopfenverschlüsse auffallen, so ähnlich, daß sie, falls Chodat's Auffassung stimmt, daß hier dieses unbewegliche celluläre Stadium für das vegetative Leben dieser Organismen charakteristisch ist, wir eben Chrysomonaden vor uns hätten, bei denen das vegetative Leben eben vom beweglichen Flagellatenstadium auf das Sporenstadium übergegangen wäre, die Spore gewissermaßen das Vegetationsstadium dieser Lebewesen sei; ob und wann noch die beweglichen Stadien gebildet werden, hat Chodat nicht geprüft, und da es sich allem Anschein nach um Gelegenheitsbeobachtungen handelt, auch nicht prüfen können. Das, was an Vermehrung aus den Angaben Chodat's ersichtlich, ist, daß aus diesen sporenartige braune Zellen, kleine nackte kugelige Zellchen austreten, die wohl wieder zu solchen

Digitized by Google

Zellen werden. — Für die meisten der von CHODAT beschriebenen Formen ist aber auch dies nicht bekannt.

Leider hat CHODAT die Membranbeschaffenheit nicht untersucht. Er vergleicht die Schale seiner Chrysostomataceae mit den Schalen von *Chrysococcus* (Kytochromulineen). Ich glaube aber, daß dies unrichtig ist. Die Kytochromulineen haben Kalkschalen. Die Sporen der Chrysomonaden und alle Chrysostomataceen sehen mit einer Ausnahme — *Selenophaea* —, die vielleicht mit den anderen Chrysostomataceen gar nichts zu tun hat, den Sporen der Chrysomonaden durch Porus und Stopfen, Anhänge usw. so auffallend gleich, sie sind ja von den Sporen der Chrysomonaden nur dadurch verschieden, daß diese nur gelegentlich gebildet werden, während jene die normale Lebensform darstellen, daß gewiß die gleiche Membranbeschaffenheit vorliegt —, es handelt sich um Silikateinlagerungen in die Zellwand.

Ich halte die Chrysostomataceen für eine sehr fragliche Familie und alle ihre Gattungen vorderhand für sehr unsicher. Es ist die Möglichkeit in keiner Weise ausgeschlossen, daß CHODAT die Sporen verschiedener Chrysomonaden als Gattungen beschrieben hat. Die Sporen der Chrysomonaden stimmen, wie bereits wiederholt erwähnt, in allen Details mit den CHODAT'schen Chrysostomataceen überein, ja gleiche Formen sind zum Teil bereits für bestimmte Chrysomonaden beschrieben worden.

Bei den Sporen der Chrysomonaden erfolgt die Keimung in der Weise, daß der Protoplast der Spore sich in 2, 4, 8 Teilstücke teilt, die als Schwärmer austreten oder als zuerst nackte Zellen, die dann erst die Geißeln bilden, wenn sie nicht Palmellen bilden oder sich von neuem encystieren; d. h. die von CHODAT angegebenen Entwicklungsstadien kommen auch bei den Sporen der Chrysomonaden vor.

Wer die letzten Arbeiten über Chrysomonadensporen von SCHERFFEL und DOFLEIN (diese in dieser Zeitschrift) vergleicht, wird in den vielen Figuren dieser Autoren manche CHODAT'sche Gattung als Chrysomonadenspore angegeben finden.

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß manche Chrysomonaden tatsächlich unter Abkürzung ihres beweglichen Zustandes das vegetative Leben auf das Sporenstadium verlegt haben, so daß die Spore zur vegetativen Zelle wurde. CHODAT hat aber für keine seiner Gattungen den Beweis dafür erbracht. Ich fürchte, es sind manche Chrysomonadensporen als Gattungen beschrieben worden.

Eine Tatsache möchte ich noch erwähnen. Die Sporenform der Chrysomonaden ist innerhalb einer Gattung oder einer Artenreihe

Digitized by Google

nicht konstant. Im beweglichen Zustande einander ganz nahestehende Arten haben sehr verschiedene Sporen: glatte, kurz bewarzte, stachelige mit und ohne Gabeln — mit anderen Worten: die verschiedenen Gattungen Chodat's, vorausgesetzt daß sie selbständig sind, können in ihrer Verwandtschaft einander ganz nahe stehen, vielleicht sind sie sogar zum Teil nur verschiedene Sporenformen ganz nahe verwandter Chrysomonadenarten.

Ich gebe die Chodat'schen Chrysostomataceen nur unter allem Vorbehalt wieder, einmal wegen der zu kurzen Beschreibungen, und dann weil ich glaube, daß eine genaue Beobachtung ihres vollständigen Entwicklungszyklusses wohl ganz andere Anhaltspunkte zu ihrer Beurteilung geben wird. Nochmals — sie sind alle sehr fraglich, nicht in ihrer Existenz, sondern in ihrer Aufstellung als Gattungen und Familien wie Arten.

Wir haben denselben Fall bei den Chlorophyceen, wo in der Gattung *Trochiscia* (= *Acanthococcus*) ebenfalls die Sporenstadien verschiedener Volvocales, Tetrasporales, ja sogar Desmidiaceen zusammengestellt wurden, eben weil man nur auf die Form der ruhenden Zelle, nicht aber auf die Entwicklungsgeschichte Rücksicht nahm.

Mit diesen Bemerkungen gebe ich die Beschreibungen und Figuren wieder, die sich allergrößtenteils auf die Beschaffenheit der Schalen gründen.

Chrysostomum Chodat.

Chodat a. a. O. p. 83, fig. 9. Textfig. 1—6.

Zellen kugelig, mit glatter, ziemlich dicker Schale und einem Porus, der einen kurzen, cylindrischen Halsfortsatz hat. Ein Chromatophor.

Chrysostomum simplex Chodat a. a. O. p. 83. (Fig. 3, $_{1-6}$.)

Mit den Charakteren der Gattung. Durchmesser 5—9 μ. In Quellwässern des großen St. Bernhard; Valvoreg, in Mooren (Champex). (Fig. 3, $_{1-6}$.)

Clathrostomum Chodat.

Chodat a. a. O. (Bull. soc. bot. Gen.) p. 85 fig. 9. Textfig. 9, $_{7-9}$.

Freischwimmende Zellen, kugelig, mit offenem kreisförmigen Porus, dessen Mündung mit einem einfachen oder doppelten vorgezogenen Ringe umgeben ist.


Digitized by Google

Eine Art:

Clathrostomum perlatum Chodat a. a. O. p. 85.

Zellen kugelig, mit ziemlich dicker Haut, die auf der Außenseite regelmäßig mit Perlen besetzt ist; Porus kreisförmig, dessen Mündungsrand zu einem fast halbkugeligen „Halsfortsatze“ vorgezogen ist. Dieser Halsfortsatz ist auf der Außenseite mit fünf ungleich dicken Leisten versehen; die Membranperlen sind spiralig angeordnet. Der Chromatophor ist klein, fast bandförmig und schraubig gekrümmt. Lac Champex zwischen Torfmoor.

Durchmesser der Zelle 10—12 μ, Halsfortsatz 6—4 μ. Fig. 3, $_{7-10}$.

Nach Chodat ist die Schale aus kleinen Blättchen zusammengesetzt, die auf der Außenseite diese Perlen tragen. Der Halsfortsatz ist nach Chodat laternenartig.

Fig. 3.
1—6 *Chrysostomnm simplex* Chodat
7—10 *Clathrostomum perlatum* Chobat.
11—13 *Chrysastrella breviappendiculata* Chodat.
12, 14, 17 Stacheln an *Chrysastrella paradoxa.*
15 *Phaeocitrus colliger* Chodat.
16 *Selenophaea granulosa* Chodat.

Phaeocitrus Chodat.

Chodat a. a. O. (Bull. soc. bot. Gen.) p. 84 fig. 9, $_{15}$.

Zellen eiförmig, zitronenförmig, mit kurzem Halsfortsatze. Chromatophor einer, gelb-olivgrün, blaß.

Phaeocitrus colliger Chodat a. a. O. p. 84. — Plasma fein öligkörnig; Schale ziemlich dick, außen mehr oder weniger schleimig, glatt.

Länge 11—12 μ, Breite 7—8 μ. — Lac Champex. Nach Chodat dem *Chrysostomum* nahestehend. (Fig. 3, $_{15}$.)

Selenophaea Chodat.

Chodat a. a. O. (Bull. soc. bot. Gen.) p. 84, fig. 9, $_{16}$.

Zellen mehr oder weniger nierenförmig, leicht gekrümmt, mit zarter, außen warziger Schale. Ein (oder zwei) Chromatophoren, breit, schraubig und wandständig, gelbbraun.

Digitized by Google

Eine Art:

Selenophaea granulosa Chodat a. a. O. p. 84. Zellen nach einer Seite hin verschmälert bis fast gekrümmt, ei- bis birnförmig.

Länge ca. 18 μ, Breite 12 μ. (Fig. 3, $_{16}$.)

Diese Form erscheint ganz zweifelhaft; ich halte diese Gattung für gar keine Chrysostomacee, sondern es ist nicht ausgeschlossen, daß eine geißellose Monade (Chrysomonade) vorliegt. Dafür spricht die eine Figur die allem Anscheine nach eine eben vollzogene Teilung darstellt. Chodat hat weder Porus noch Halsfortsatz beobachtet.

Quellen im Sphagnetum von Champex.

Chrysastrella Chodat.

Chodat a. a. O. (Bull. soc. bot. Ges.) p. 86, fig. 10, fig. 14, $_9$.

Frei schwimmende Zellen, kugelig, mit deutlichem Halsfortsatze. Schale mit dornenförmigen, radiär abstehenden, an den Enden oft gegabelten Fortsätzen (diese jedoch auch einfach), gerade, oder gekrümmt. Schale sonst glatt. Chromatophor gelbbraun, einer oder zwei, breit bandförmig.

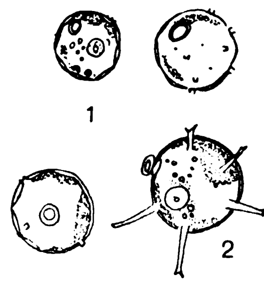


Fig. 4.

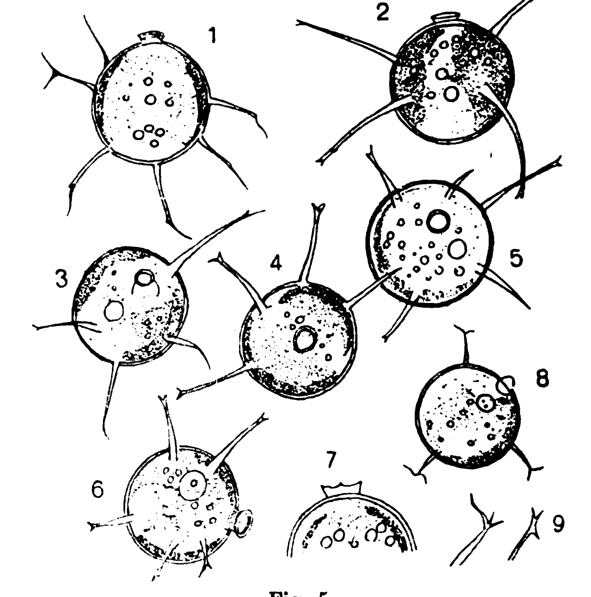


Fig. 5.

Fig. 4. 1 Drei Zellen von *Chrysastrella breviappendiculata* Chodat. 2 Eine Zelle von *Chrysastrella paradoxa* Chodat.

Fig. 5. 1—7 *Chrysastrella paradoxa* Chodat. 8 *Chrysastella minox* Chodat.

Chrysastrella paradoxa Chodat a. a. O. p. 86. (Fig. 3, $_{12,\ 14,\ 17,}$ Fig. 10, $_{1-7,\ 9}$.) Anhänge gekrümmt oder bogig, kurz oder unregelmäßig gegabelt. (Fig. 5, $_{1-7,\ 9}$; Fig. 4, $_2$.)

Digitized by Google

Durchmesser 11—28 μ, Halsfortsatz 1,5—2 μ hoch, 4—5 μ breit, vorn leicht erweitert.

Chrysastrella minor Chodat a. a. O. p. 86.

Zellen kugelig, mit sehr kurzem Halsfortsatze, der bisweilen geschlossen ist; Fortsätze verhältnismäßig kurz, deutlich gabelig.

Zellen 8—10 μ im Durchmesser. (Fig. 4, $_6$.)

Im Sphagnetum bei Champex.

Chrysastrella breviappendiculata Chodat a. a. O. p. 87. (Fig. 9, $_{11-19}$.)

Zellen nicht völlig kugelig, mit leicht polygonalem Umriß und hyaliner Schale. Die Fortsätze kurz cylindrisch (vielleicht hohl?), kaum länger als dick; Porus weit mit kurzem Saumwulste. Ohne Maße. (Fig. 3, $_{11, 13}$; Fig. 4, $_1$.)

Lac Champex.

Cryptomonaden.

Cryptomonas alpina Chodat.

Chodat a. a. O. (Bull. soc. bot. Gen.) p. 90, fig. 14, $_{5, 6}$.

Cryptomonas-Art mit einer Rückenseite, die länger ist als die Bauchseite. Zellen zweimal so lang als breit mit seitlicher Ausrandung, in der die beiden leicht ungleichen Geißeln stehen; ohne Stigma. Die beiden Chromatophoren gelbbraun bis bläulich, mehr oder weniger gelappt, mit zwei deutlichen ellipsoidischen Pyrenoiden. Kern zentral. Die stäbchenförmigen Trichocysten zu mehreren an der Bauchseite. Optischer Querschnitt elliptisch.

Länge 18 μ, Breite 8 μ. (Fig. 6, $_{4, 5, 6}$.)

Ohne Standortsangabe.

Nach Chodat soll die neue Art der *Cryptomonas nasuta* Pascher nahestehen, doch ist die Verlängerung der Rückenseite bei den *Cryptomonas alpina* verhältnismäßig kürzer. Die Beschreibung ist leider nicht genau, es fehlen die Angaben über Schlund und Schlundtiefe; es geht aus der Beschreibung auch nicht hervor, ob überhaupt ein „Schlund“ vorhanden sei.

Cryptomonas loricata Chodat.

Chodat a. a. O. p. 91, fig. 14, $_{3, 4}$.

Auch diese Art ist nicht vollständig beschrieben. Die Zellen sind etwas ellipsoidisch verlängert und vorn kaum schief ausgerandet mit einer kaum merklichen Vertiefung. Die beiden hier sehr ungleichen Geißeln inserieren unter dem Vorderende in einem sehr deutlich erkennbaren Blepharoplasten. Pyrenoide (Zelle?) elliptisch.

Digitized by Google

Pulsierende Vakuole vorn. Zwei Chromatophoren, braun-olivgrün. Kern zentral. Haut sehr deutlich im unteren Viertel an einer Stelle stark verdünnt.

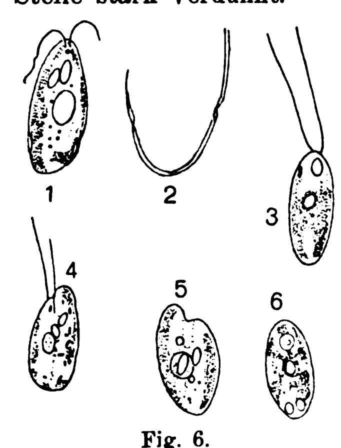


Fig. 6.

Länge 17 μ, Breite 7 μ. (Fig. 6, 1, 2.)
Lac Champex in Torfmoor.

Nach Chodat der *Cryptomonas nasuta* nahestehend, von dieser aber durch die kaum merkliche vordere Einsenkung, die beidensehr ungleichen Geißeln und die Gestalt der Zelle sehr verschieden.

Fig. 6.
1, 2 *Cryptomonas loricata* Chodat.
3 *Agloe sylvicola* Chodat.
5, 6 *Cryptomonas alpina* Chodat.

Auch hier vermag ich nicht zu sagen, ob es sich um eine *Cryptomonas* oder *Cryptochrysis* handelt, da einzelne wichtige Punkte in der Beschreibung fehlen.

Cryptomonas rostrata Troïtzkaja.

Troïtzkaja, O. V.: De nova Cryptomonadeaeum specie. — Notulae systematicae ex Instituto Cryptogamico Horti Botanici Petropolitani. T. I (1922) p. 113 (russisch mit lat. Diagnose — ohne Figur).

Zellen länglich elliptisch, 2—3mal so lang als breit, gegen das Hinterende deutlich gekrümmt und sehr vorspringend, vorn in einen 2—3 μ langen Schnabel ausgezogen; hier 2 kontraktile Vakuolen. Vordere Auskerbung schmal und tief. Schlund bis zur Mitte der Zelle reichend. Chromatophoren zwei.

Länge 20—40 μ, Breite 10—17,5 μ.

Fundort: Sümpfe bei Lamskoje, Odtelnoje, Sadovoje bei Detskoje Selo in der Nähe von Petersburg. Nach Troïtzkaja eine planktonische Art.

Nach Troïtzkaja scheidet sich diese Art von der ähnlichen *Cryptomonas rostrata* Pascher und *Cryptomonas Ritchei* Fritsch durch die Krümmung der Zelle; von den gleichfalls gekrümmten *Cryptomonas ovata* var. *curvata* und *Cryptomonas erosa* var. *reflexa* durch die schnabelförmige vordere Ausziehung der Zelle.

Nach meiner Erfahrung ergibt die bloße Krümmung der Zelle keine sichere Abgrenzung. Ich konnte fast alle bisher beschriebenen Arten auch mit gekrümmten Zellen beobachten (A. P.).

Digitized by Google

Volvocales (Chlamydomonadaceae).

Agloe silvicola PASCHER nov. comb. = *Chlamydomonas silvicola* CHODAT.

CHODAT a. a. O. (Bull. soc. bot. Genève.) p. 113 Fig. 14, 7.

Zellen gestreckt ellipsoidisch, an den Enden gleichmäßig verschmälert, beiderseits abgerundet, mit sehr zarter Haut, ohne Membranpapille und zwei Geißeln die länger sind als die Zelle. Chromatophor in der Form einer hohlen kurzen Röhre, die in der Mitte der Zelle solid ist, so daß er im Längsschnitt die Form eines H hat; in dieser soliden Stelle das große Pyrenoid. Stigma im vorderen Viertel der Zelle gelegen. Vermehrung durch Bildung von vier Tochterzellen.

Länge 12 : 5 μ
„ 15 : 8 μ
„ 11 : 4 μ.

Waldhänge in der Bergregion von Tzouss am Fuße des Velan. In der Bodenflora des Nadelwaldes. (Fig. 6, 3.)

Die von CHODAT beschriebene *Chlamydomonas* ist wegen ihres Chromatophoren zu *Agloë*, die solche Chromatophoren hat, zu stellen, zu welcher Gattung bis jetzt gehören *Agloë biciliata*, *Agloë cylindrica* (= *Chlamydomonas cylindrica* CHODAT). Da CHODAT keine Angaben über die Vakuolen macht, *Agloë biciliata* aber mehrere Vakuolen (basal wie apikal) hat, so ist über die nähere Verwandtschaft der hier beschriebenen Form nichts zu entnehmen.

Sie gehört zu den Bestandteilen der Algenflora des Bodens, auf die in neuerer Zeit besonders M. BRISTOL (Annals of Botany 1920) aufmerksam gemacht hat.

Chlamydomonas sphaerica TROÏTZTKAJA.

TROÏTZKAJA, O. V. Notul. syst. ex Inst. Cryptog. Hort. Bot. Petropolitani. T. II (1923) p. 81/2, ohne Figur.

Zellen kugelig oder selten leicht ellipsoidisch, mit deutlicher Haut, die vorn zu einer breiten und flach abgestutzten Papille verdickt ist. Chromatophor sackförmig, tief eingeschnitten mit einem stabförmigen, langen und schmalen Augenflecke, der in halber Höhe der Zelle liegt. Kontraktile Vakuolen zwei, vorn gelegen. Pyrenoide zwei, in halber Höhe der Zelle gelegen, rund oder hufeisenförmig und dadurch, daß sie sich berühren, fast einen geschlossenen Ring bildend.

Kugelige Zellen: 17,5—25 μ im Durchmesser.
Längliche Zellen: 22 μ lang, 20 μ breit.

Digitized by Google

In den stehenden Wässern Lamskoje und Sadovoje bei Tvasskoje Selo in der Nähe von Petersburg. Im Plankton von Mai bis August beobachtet.

Diese Art steht der var. *Dangeardii* Korschikoff der *Chlamydomonas monadina* Stein sehr nahe, hat aber eine dickere Membran, tiefer eingeschnittene Chromatophoren und eine andere Lage und Anordnung von Stigma und Pyrenoiden.

Eugleninen.

Neue Trachelomonaden von E. Skvortzow, beschrieben in Notes on the Agriculture, Botany and the Zoölogy of China: XXXI, On new flagellata from Manchuria. — The Journal of the North China branch of the Royal Asiatic Society Vol. L (1919) p. 48 (des Separats), mit Tafeln I, II.

Trachelomonas manchurica Skvortzow.

Skvortzow a. a. O. p. 49 = *Trachelomonas globularis* (Awer.) Lemm. var. *longispina* Skvortzow.

var. *Arnoldiana* Skvortzow, Schale kugelig, braun mit Punkten und außerdem mit 10—12 Dornen besetzt, die 7—8 μ lang sind. Mündung mit 8 kleinen Knöpfen besetzt.

Durchmesser 18 μ.

Fig. 7.

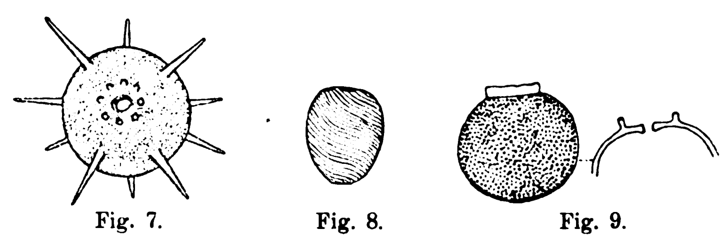


Fig. 7. *Trachelomonas manchurica* var. *Arnoldiana* Skvortzow.
Fig. 8. *Trachelomonas spiralis* Skvortzow.
Fig. 9. *Trachelomonas Komarowii* Skvortzow.

Trachelomonas poltavica Skvortzow.

var. *atomaria* Skvortzow a. a. O. p. 49.

Schale breit kugelig-eiförmig, vorn in eine schwach vorgezogene Mündung direkt verschmälert, punktiert.

Durchmesser 14—16 μ.

Digitized by Google

Trachelomonas spiralis Skvortzow.

Skvortzow a. a. O. p. 50.

Schale breit verkehrt eiförmig, vorn fast flach, mit vielen linksläufigen Schraubenlinien versehen; basal abgerundet. Mündungsrand verdickt.

Länge 17 μ, Breite 23 μ.

Fig. 8.

Trachelomonas Komarowii Skvortzow.

Skvortzow a. a. O. p. 50 (= *Tr. Wislouchii* Skvortzow var. *manchurica*).

var. *punctata*: Schale breit kugelig, relativ kleine Mündung, der aber ein erweiterter Aufsatz in der Form eines glatten cylindrischen und gerade abgestutzten Halsfortsatzes aufgesetzt ist. Schale mit kleinen zahlreichen kreisrunden Grübchen versehen.

Breite 21—23 μ.

Fig. 9.

Trachelomonas Kelloggii Skvortzow.

Skvortzow a. a. O. p. 51.

Schale breit ellipsoidisch, fein granuliert; am Hinterende wie am Vorderende mit mehreren nicht sehr regelmäßigen Kränzen von kurzen, voneinander abstehenden Knöpfen, die am Hinterende oft länger und wie kurze spitze Stacheln sind, versehen. Mündung mit einem verdickten Wulste umgeben. Manchmal sind die derben Knöpfe über die ganze Zelle verteilt (var. *effigurata* Skvortzow).

Schale 35 μ lang, 31 μ breit.

Fig. 10.

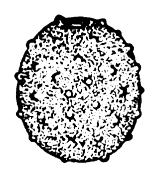
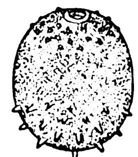
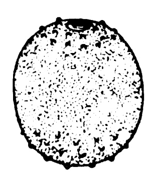




Fig. 10.

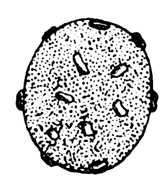


Fig. 11.

Fig. 10. *Trachelomonas Kelloggii* Skvortzow.
Fig. 11. *Trachelomonas felix* Skvortzow.

Trachelomonas felix Skvortzow.

Skvortzow a. a. O. p. 52.

Schale breit eiförmig, beiderseits breit abgerundet, punktiert, mit unregelmäßigen, länglichen Auflagerungen, die in geringer Zahl vorhanden sind, besetzt.

Länge 20 μ, Breite 15 μ.

Fig. 11.

Digitized by Google

Trachelomonas Arnoldiana Skvortzow.

Skvortzow a. a. O. p. 52.

Schale breit eiförmig, fast ampullenförmig, basal breit abgerundet, nach vorn fast geradlinig verschmälert, mit feineren und dazwischen ziemlich regelmäßig verteilten gröberen Auflagerungen versehen. Mündungsrohr walzlich, glatt mit gezahntem Rande.

Länge 25 μ : 20 μ. Mündungsrohr 5 μ lang.

Fig. 12.

Die Varietät *formosa* Skvortzow ist gleichmäßig granuliert (auch die schief abgestufte Mündungsröhre — gehört kaum zu *T. Arnoldiana* (A. P.)), die Varietät *granulosa* Skvortzow ist mit relativ großen stark halbkugeligen, gleichmäßig verteilten Knöpfen skulpturiert.

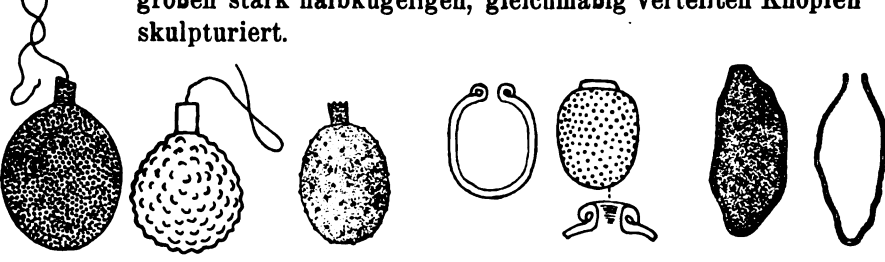


Fig. 12. Fig. 13. Fig. 14.

Fig. 12. *Trachelomonas Arnoldiana* Skvortzow. (3 Ausbildungen.)
Fig. 13. *Trachelomonas rara* Skvortzow.
Fig. 14. *Trachelomonas tuberrosa* Skvortzow.

Trachelomonas rara Skvortzow.

Skvortzow a. a. O. p. 53.

Schale glatt, breit, fast walzlich ellipsoidisch; Basalende breit abgerundet, Seiten fast gerade und vorn rasch zur Mündung zusammengezogen und dann wieder fast wulstartig und ziemlich nach außen zurückgebogen und fast eingerollt. Die Varietät *punctata* Skvortzow ist mit ziemlich gleichmäßig verteilten Punkten besetzt.

Länge 18 μ, Breite 12 μ. Mündungswulst 6 μ breit.

Fig. 13.

Trachelomonas tuberosa Skvortzow.

Skvortzow a. a. O. p. 53.

Schale länglich ellipsoidisch, doch mit sehr unregelmäßiger stumpf buckeliger Kontur, oft unregelmäßig, beiderseits verschmälert, basal stumpf, vorn in die Mündung zusammengezogen, fein punktiert.

Länge 28 μ, Breite 13 μ.

Fig. 14.

Digitized by Google

Trachelomonas Wislouchii Skvortzow.

Skvortzov a. a. O. S. 50.

Schale breit kugelförmig, bis breit ellipsoidisch, beiderseits breit abgerundet mit nicht sehr dichtstehenden, kegelförmigen kurzen, glatten Stacheln besetzt; Mündung mit einigen stark nach vorn gerichteten Stacheln umstanden. Außerhalb dieser Stacheln ein glatter, kurzer, trichterig verbreiterter Kragen mit glattem Rande, der die vorderen Stacheln nicht überragt.

Länge 25—30 μ — etwas breiter.

Fig. 15.

Trachelomonas tympanum Pascher nov. spec.

(= *Trachelomonas Wislouchii* var. *punctulosa* Skvortzow a. a. O. S. 50.)

Schale gestutzt, dreiviertelkugelig, im vorderen Drittel breit und völlig gerade abgeflacht; mit zahlreichen feinen punktartigen Skulpturen zwischen denen zahlreiche doch locker stehende kurze knopfartige Auflagerungen stehen. Rand der ebenen Vorderfläche mit einer ganz kurzen, glatten Leiste versehen. Mündung mit einem leichten Wulst umrandet. Um die Mündung einige kurze Emergenzen.

Steht der *Trachelomonas Wislouchii* unzweifelhaft nahe. Ich fand sie einmal in Böhmen.

Länge 25 μ.

Fig. 16.

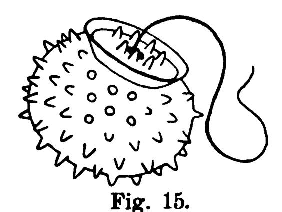


Fig. 15.

Fig. 16.



Fig. 17.

Fig. 15. *Trachelomonas Wislouchii* Skvortzow.
Fig. 16. *Trachelomonas tympanum* Pascher.
Fig. 17. *Trachelomonas peridiniformis* Skvortzow.

Trachelomonas peridiniformis Skvortzow.

Skvortzow (ich finde nur die Figur und keine Diagnose).

Schale fast kugelig, basal breit abgerundet, vorn abgeflacht, doch ohne scharfe Kante. Mündung von einigen kurzen, aneinanderschließenden, trichterförmig auseinanderweichenden, basal sich nicht berührenden kegelförmigen Skulpturen umgeben. Um diese herum,

Digitized by Google

weit von ihnen abstehend, eine glatte, trichterig erweiterte kurze glattrandige Leiste, und etwas darunter eine zweite glatte Leiste. Die übrige Schale mit zahlreichen kongentinal stehenden kreisförmigen Skulpturen versehen.

Maße?

Fig. 17.

Eine sehr auffallende Art, die mit *Trachelomonas Wislouchii* *Trachelomonas tympanum* eine engere Gruppe bildet.

Euglena Elenkinii Poljansky.

Poljansky, G. J. — De nova Euglenarum specie — Notulae systematicae ex Instituto Cryptogamico Horti Bot. Petropol. T. I p. 177, ohne Figur.

Zellen lang und bandförmig, mit einer sehr zarten Haut. Chromatophoren 2—3, seltener 4, plattenförmig, flach oder etwas gebogen, mit eingeschlagenen Rändern, grün, doch zum Teil mit braunorangeroten Hämatochromkörperchen bedeckt, ohne Pyrenoide. Paramylonkörnchen sehr klein ellipsoidisch, oft sehr dicht die Zelle erfüllend. Zelle, basal spitzlich, vorn mit einem ziemlich großen (2 μ) orangeroten Augenfleck versehen, der in der Nähe der Vakuole ist. Geißel immer fehlend.

In Gräben bei Petersburg, auch bei Pawlowsh. Diese Euglene, durch das völlige Fehlen der Geißel merkwürdig, steht der *Euglena mutabilis* Schmitz sehr nahe; ihr fehlen aber im Gegensatze zu dieser die Pyrenoide, außerdem ist sie größer und hat ausgesprochene Bandform und flachere Chromatophoren. Sie setzt sich mit dem Hinterende fest und hat Lokomotion nur durch ihre metabolischen Kontraktionen. Poljansky konnte diese Art durch Jahre hindurch in Kulturen halten.

Amphitropis Gicklhorn nov. gen.

Gicklhorn, Josef, Über eine neue Euglenacae — *Amphitropis aequiciliata* nov. gen. et nov. spec. Österr. Bot. Zeitschr. 1920, p. 193—199, 2 Textfiguren.

Protoplast in einer zweiklappigen Schale lebend, die eine deutliche Breitseite und Schmalseite aufweist, wobei die Schalenhälften in der Schmalseite sich zusammenschließen und hier flügelförmig verbreitert sind. Die Schale ist daher auf beiden Seiten mit je einem Flügelsaume umgeben, von denen der eine nach vor-, der andere nach rückwärts umgebogen ist, so daß die Flügelkiele S-förmig zueinander stehen. Die Breitseiten der Schalen sind unregelmäßig und flach buckelig. Vorn ist die Schale rasch zusammengezogen, rückwärts sowohl von der Breitseite wie auch von der Schmalseite

Digitized by Google

her verschmälert. Die Schale ist starr und hat längslaufende vier median symetrische Rippen. Vorn ist der Kielsaum in eine kleine kragenartige Öffnung als Durchschnittsstelle für die Geißeln vorgezogen. Basis der Protoplasten: metabolisch mit zahlreichen ziemlich großen scheibenartigen Chromatophoren, Augenfleck seitlich in der Form eines roten schmalen Striches. Zwei (seltener ein) Pyrenoide, unbeschalt. Keine Paramylonkörner, doch fettartige Tröpfchen. Kern ziemlich groß, mehr wandständig.

Zwei gleichlange Geißeln, die durch die Kragenöffnung austreten und bei ruhiger Lage gestreckt und annähernd körperlang sind.

Bewegung mit schraubiger Rotation des Körpers im Sinne der Drehung der Flügelleisten.

Vermehrung durch Teilung im unbeweglichen Zustande. Typische Längsteilung, die bei Zweitelung in der Ebene der Flügelleisten erfolgt, doch auch Kernteilung. Die Tochterindividuen bilden kräftig Gallerte, die dann die beiden Schalen sprengt, die noch bis zum Ausschlüpfen der Tochterzellen an der Gallerte kleben bleiben. Daneben eine Art Encystierung beobachtet, bei der sich der Protoplast mit Gallerte umgibt, dabei die Schalen sprengt. In dieser Gallerte

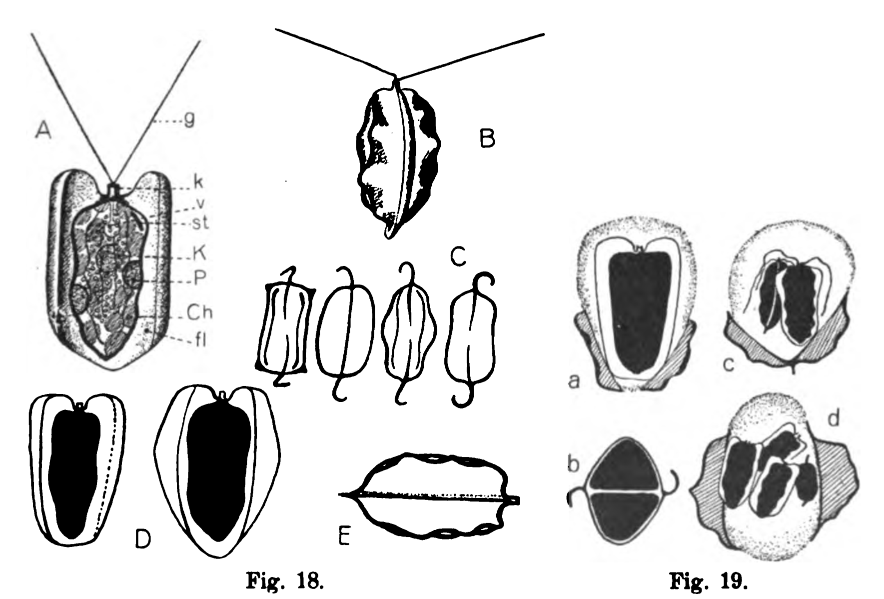


Fig. 18. Fig. 19.

Fig. 18. *Amphitropis biciliata* Gicklhorn. A von der Breitseite, B, F von der Schmalseite, C von vorne gesehen, D verschiedene Formen.

Fig. 19. a Encystierung und Wiederaustreten des Flagellaten. b Teilungsstadien von vorn. c, d Zweier resp. Viererteilung.

Digitized by Google

bildet der Protoplast neue Schalen und Geißeln aus und schlüpft dann aus.

Aller Wahrscheinlichkeit gehört die Gattung zu den Eugleninen.

Einzige Art:

Amphitropis biciliata.

Gicklhorn a. a. O. p. 119 fig. 1, 2 mit den Charakteren der Gattung.

Länge 18--25 μ, Breite 10—15 μ.

Fig. 18, 19.

Botan. Garten zu Graz (im Bassin); Tümpel und Teiche bei Tobelbad; im Stiftingtale, am Rosenberge, bei Andritz, im Kroisbache. Alle Stellen in Steiermark. Nicht im stark verschmutzten Wasser. In *Lemna* und *Utricularia*-Rasen. Ausgeprägte starke positive Phototaxis.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Aus der zoologischen Abteilung (Prof. Dr. E. BRESSLAU) des Georg-Speyerhauses, Frankfurt a. M. (Direktor: Geheimrat Prof. Dr. W. KOLLE).

Die Kerne der Trypanosomen und ihr Verhalten zur Nuclealreaktion.

Von

Ernst Bresslau (Frankfurt a. M.) und **Luigi Scremin** (Padua).

(Hierzu Tafel 21.)

Vor einiger Zeit hat FEULGEN in einer kurzen Mitteilung [1]) eine neue Methode zum Nachweis der Zellkerne beschrieben, die er Nuclealreaktion genannt hat. Der Reaktion liegt die von ihm gefundene Tatsache zugrunde, daß bei Abspaltung der Purinkörper durch milde saure Hydrolyse aus dem Molekül der Thymonucleinsäure, infolge der besonderen Beschaffenheit der Kohlehydratkomponente [2]) der letzteren, reduzierende Gruppen frei werden, die mit fuchsinschwefliger Säure die durch Auftreten einer intensiven Violettfärbung ausgezeichnete SCHIFF'sche Aldehydreaktion geben. Wie FEULGEN ferner feststellte, werden, wenn man Präparate tierischer Zellen nur kurze Zeit in auf 60° erwärmter Normalsalzsäure hydrolysiert, die Purinkörper aus der stets Nucleinsäure vom Typus der Thymonucleinsäure enthaltenden chromatischen Substanz der Kerne

---

[1]) R. FEULGEN, Neue Wege zum biologisch-histologischen Studium der Zellkerne. a) Die Nuclealfärbung, ein mikrochemischer Nachweis der Thymonucleinsäure, b) über das Vorkommen von nuclealem und anuclealem Chromatin. Ber. ges. Physiol. 22, 1924 S. 489.

[2]) Vergl. R. FEULGEN, Zeitschr. physiol. Chem. 92, 1914 S. 157 u. 100, 1917 S. 241.



abgespalten, **ohne** daß sich dabei die Kerne als morphologische Gebilde auflösen. Auch bleiben die freigewordenen Aldehydgruppen dabei in situ und lassen sich selbst durch langes Wässern nicht entfernen. Nachfolgende Behandlung der Präparate mit fuchsinschwefliger Säure liefert daher eine **Kernfärbung** von **größter Elektivität (Nuclealfärbung)**. Im Gegensatz zu der Thymonucleinsäure und ihren Verwandten geben die pentosehaltigen Nucleinsäuren (z. B. Hefenucleinsäure) diese Reaktion nicht, weil ihr Kohlehydrat ein Zucker ist, der bei saurer Hydrolyse in seiner tautomeren Cykloform reagiert und keine Aldehydgruppen frei werden läßt.

Nach Feulgen sollen die Kerne **sämtlicher** tierischer Zellen und auch die Kerne der höheren Pflanzen die Nuclealfärbung geben, **nicht** dagegen Bakterien und Hefen. Außerdem gibt Feulgen an, daß er auch bei *Trypanosoma equiperdum* keine Nuclealfärbung erhalten konnte, was ihn vermuten läßt, daß die Trypanosomen „biochemisch vielleicht den Bakterien näher stehen als den Ciliaten".

Diese Angabe veranlaßte uns das Verhalten der Trypanosomen gegenüber der Nuclealreaktion einer Nachprüfung zu unterziehen. Als Versuchsmaterial dienten *Trypanosoma lewisi*, *equinum*, *equiperdum* und verschiedene Stämme von *brucei*. Die Technik war folgende: Die Blutausstriche auf Objektträgern wurden teils trocken, teils feucht 5—10 Minuten lang in Methyl- oder Sublimatalkohol fixiert, nach kurzem Wässern bzw. dem üblichen Auswaschen in Jodalkohol und Na-Thiosulfat für kurze Zeit, gewöhnlich für 4—7 Minuten, zur Hydrolyse in im Wasserbad auf 60° erwärmte Normalsalzsäurelösung gebracht und dann nach raschem Abspülen in destilliertem Wasser sofort in fuchsinschweflige Säure [1]) übergeführt. In dieser wurden sie 2 bis 20 Stunden belassen. Zum Schluß wurden die Präparate nach kurzem, aber gründlichem Waschen in fließendem Wasserleitungswasser [2]) entweder gleich getrocknet bzw. bei Feuchtfixierung über

---

[1]) Herstellung der fuchsinschwefligen Säure: man gebe zu 500 ccm wäßriger 0,1 proz. Fuchsinlösung 10 ccm 30 proz. Na-Bisulfitlösung, lasse 1 Stunde stehen und füge dann 5 ccm reine konzentrierte Salzsäure (spez. Gew. 1,12) hinzu. Die nach kurzer Zeit farblos bis schwach gelblich werdende Lösung ist in gut verschlossener Flasche aufzubewahren (nach E. Schmidt, Pharmac. Chemie II, Org. Chem. S. 344 1922).

[2]) Wenn man die Präparate statt in fließendem Wasser in einem Gefäß mit Wasser auswäscht, wird man bemerken, daß sich die an dem Objektträger haftende geringe Menge fuchsinschwefliger Säure im Überschuß von Wasser in Fuchsin zurückverwandelt und ersteres rot färbt. Ein Einwand gegen die Nuclealreaktion — etwa im Sinne ihrer Deutung als einfache Fuchsinfärbung — läßt sich daraus


Digitized by Google

Alkohol und Xylol in Balsam eingeschlossen oder vorher noch kurz mit stark verdünnter Eosinlösung gefärbt. Die schwache Gegenfärbung des Plasmas ist deshalb empfehlenswert, weil selbst bei größeren Ciliaten die Protoplasmaleiber nach Aufhellung der Präparate in Cedernholzöl oder Canadabalsam kaum sichtbar sind, da sich die Nuclealfärbung ausschließlich auf die Kerne beschränkt.

Schon in Präparaten, die nur 2 Stunden mit fuchsinschwefliger Säure behandelt wurden, erkennt man zumeist, daß die Kerne der Trypanosomen schwach gefärbt sind, viel schwächer als die Kerne der Leucocyten, aber doch im gleichen violetten Farbenton. Nach der Hydrolyse in HCl nur mit Eosin gefärbte Kontrollpräparate zeigen diese Kernfärbung nicht, ebensowenig Präparate, die ohne vorherige Hydrolyse direkt in fuchsinschweflige Säure eingestellt wurden.

Läßt man die hydrolysierten Präparate länger in der fuchsinschwefligen Säure, so wird die Violettfärbung der Trypanosomenkerne allmählich deutlicher, wenn auch nie ganz so stark wie die Färbung der Kerne der weißen Blutkörperchen (Taf. 21 Fig. 1). Nach etwa 6—10stündigem Verweilen in der fuchsinschwefligen Säure scheint die Nuclealreaktion an den Kernen im wesentlichen beendet zu sein, wenigstens ergab noch längerer Aufenthalt der Präparate in der Säure keine nennenswerte Verstärkung der Färbung. Auch durch Variieren der Hydrolysedauer ließ sich die Färbung nicht weiter verbessern. Hydrolysiert man kürzer als 2 Minuten oder länger als 10—15 Minuten, so gelingt im Gegenteil die Reaktion noch nicht bzw. nicht mehr. Für die Leucocyten bildet die von Feulgen empfohlene Zeit von 4 Minuten entschieden das Optimum, für die Trypanosomen liegt das Optimum etwa bei 6—7 Minuten.

Nach diesen klaren, positiven Befunden, die bei allen 4 Trypanosomenarten übereinstimmend erhalten wurden, kann von einem Versagen der Nuclealreaktion bei Trypanosomen nicht

---

jedoch nicht ableiten. 1. erhält man, wenn man die Präparate nach der Hydrolyse statt in fuchsinschweflige Säure in eine durch Zersetzung von fuchsinchwefliger Säure in Wasser erhaltene rote Farblösung einstellt, keine der Nuclealfärbung entsprechende elektive Violettfärbung der Kerne, sondern eine diffuse Rotfärbung von Plasma und Kernen, die sich in mit Na-Bisulfit angesäuertem Wasser wieder auswaschen läßt, 2. kann man sich durch Untersuchung von Präparaten, die man aus der fuchsinschwefligen Säure direkt unter das Mikroskop bringt, ohne sie vorher ausgewaschen zu haben, überzeugen, daß hier bereits die Nuclealreaktion stattgefunden hat. — Durch Auswaschen der Präparate in fließendem Wasser, wie oben angegeben, oder in mit Na-Bisulfit angesäuertem Wasser wird jener Einwand natürlich von vornherein ausgeschaltet.

Digitized by Google

die Rede sein, ein Ergebnis, das wir von vornherein nicht anders erwartet hatten. Selbstverständlich fällt damit auch Feulgen's Vermutung über die biochemischen Beziehungen der Trypanosomen zu den Bakterien. Warum seine Färbungsversuche mißlangen, läßt sich ohne nähere Kenntnis des von ihm dabei verwandten Trypanosomenstammes und der Behandlung der Ausstriche nicht sagen. Vielleicht hängt der Mißerfolg mit einer zu kurzen Hydrolysierung der Präparate zusammen, da die Aufschließung der Trypanosomenkerne, wie schon angedeutet, etwas längere Zeit in Anspruch nimmt als die der Leucocyten. So kommt es z. B. vor, daß in Trockenpräparaten selbst nach 4 Minuten langer Hydrolyse die Nuclealreaktion nur an den Kernen der weißen Blutkörperchen, nicht dagegen an den Trypanosomenkernen gelingt, während sie in Parallelpräparaten, die 6 oder 7 Minuten lang hydrolysiert waren, auch an letzteren positiv ausfällt.

Die Betrachtung unserer Präparate lieferte noch einige weitere Befunde, die für die Cytologie der Trypanosomen von Bedeutung sind.

Zunächst ist hervorzuheben, daß in ruhenden Kernen der vier Trypanosomenarten der innere Kernraum, der dem Caryosom entspricht, stets ungefärbt bleibt, wie die auf Fig. 1—3 Taf. 21 erkennen lassen. Um diese helle Binnenkörperzone findet sich eine in Feuchtpräparaten vorwiegend mehr homogen, in Trockenpräparaten häufig aus einzelnen Körnchen zusammengesetzt erscheinende, violett gefärbte Randschicht, der Außenkern der Autoren, so daß also dieser das gesamte durch die Nuclealreaktion darstellbare Chromatin (nucleales Chromatin Feulgen) enthält. Ein besonders ausgezeichneter „Randkörper“, wie ihn Kühn und v. Schuckmann [1]) in der Außenkernschicht mit Giemsa-Färbung darstellen konnten, trat in unseren Präparaten nicht hervor. Färbt man Kontrollpräparate nach der Hydrolyse, statt mit fuchsinschwefliger Säure, mit Giemsa-Lösung, so werden ebenfalls nur noch die Außenkerne dargestellt, die Binnenkörper bleiben dagegen hell, nehmen jedenfalls nicht den für sie charakteristischen blauen Ton an. Die Hydrolyse ändert also möglicherweise die chemische Beschaffenheit der Binnenkörper, löst vielleicht sogar einen Teil ihrer Substanz auf. Auch in Teilung begriffene Kerne zeigen, daß es stets nur der Außenkernanteil ist, der die für die Nuclealreaktion charakteristische Violettfärbung liefert.

[1]) Zool. Jahrb. Suppl. **15**, 1912 S. 329.


Digitized by Google

Sodann ist das Verhalten der Blepharoplasten bemerkenswert. Bei *Tr. lewisi* und *equiperdum* (Fig. 2) wird durch die Nuclealreaktion auch der Blepharoplast stets ebenso rasch — oft sogar noch rascher — und ebenso stark violett gefärbt wie der Außenkern und zwar in seiner typischen Gestalt und Größe, was sich besonders bei *Tr. lewisi* gut feststellen läßt, wo er zumeist die charakteristische Form eines quer zur Längsachse des Flagellaten gestellten Stäbchens besitzt. In Vielteilungsstadien von *Tr. lewisi* wurden aber auch deutlich kernähnliche Blepharoplasten mit hellem Binnenkörper und violetter Außenzone gefunden (Fig. 3), was mit Rücksicht auf die viel umstrittenen Angaben Rosenbusch's[1]) besondere Beachtung verdient.

Ganz anders als diese beiden Arten verhält sich dagegen *Tr. equinum*. Hier bringt die Nuclealreaktion keine Blepharoplasten zur Darstellung, in gutem Einklang mit der Tatsache, daß diese Bildungen auch bei Giemsa-Färbung hier nicht in Erscheinung treten. Es bedarf also wohl erneuter Nachprüfung, ob die von Rosenbusch bei *Tr. equinum* mit Eisenhämatoxylin gefärbten und als Blepharoplasten gedeuteten Gebilde wirklich als solche anzusprechen sind.

Eine Mittelstellung nimmt *Tr. brucei* ein. Hier spielt sich die Nuclealreaktion, wie es scheint, zunächst nur an den Kernen ab. Der Blepharoplast wird, besonders in Trockenpräparaten, anfangs nicht gefärbt und erscheint erst nach längerer Einwirkung der fuchsinschwefligen Säure schwach violett angedeutet (Fig. 1). So scharf und deutlich wie bei *Tr. equiperdum* und *lewisi* konnten wir ihn nie erhalten. Hieran ist nicht etwa die Hydrolyse schuld, derart daß sie die Blepharoplasten zur Auflösung brächte. Denn mit Giemsa gefärbte Kontrollpräparate, die vorher genau ebensolange in Normalsalzsäure von 60° hydrolysiert waren, wie die danach mit fuchsinschwefliger Säure behandelten Präparate, zeigten den Blepharoplasten stets ebensogut gefärbt, wie die vorher nicht hydrolysierten Präparate. Nach Ausweis der Nuclealreaktion scheint also bei *Tr. brucei* zwischen dem nuclealen Chromatin des Außenkerns und den Blepharoplasten ein Unterschied zu bestehen, der mit Giemsa-Färbung nicht nachweisbar und bei *Tr. lewisi* und *equiperdum* nicht vorhanden ist. Möglicherweise wird sich dieser Befund zu differentialdiagnostischen Zwecken verwerten lassen. Bei dem in unserem Institut gezüchteten blepharoplastlosen *brucei*-Stamm ergab auch die Nuclealreaktion, wie selbstverständlich, keine Blepharoplasten.

---

[1]) Arch. f. Protistenk. 15, 1909 S. 263.

Digitized by Google

Die geschilderten Befunde berechtigen, wie wir glauben, zu einigen Schlüssen auf die noch immer umstrittene Kernkonstitution der Trypanosomen.

Zunächst liefern sie u. E. zum ersten Male einen wirklichen Beweis für den Aufbau der Blepharoplasten aus Kernsubstanz. Zwar haben bisher schon zahlreiche Forscher diesen Gebilden Kernnatur zugeschrieben. Immer aber blieb zu bedenken, daß keine der Färbungsmethoden, mit denen bisher die Blepharoplasten zur Darstellung gebracht wurden, ein wirklich spezifisches Reagens auf Kernsubstanz — oder richtiger gesagt — auf eine der verschiedenen Kernsubstanzen, insbesondere auf „Chromatin" bildet. Dieser Mangel darf jetzt als behoben gelten, nachdem durch die Nuclealreaktion der Nachweis erbracht ist, daß die Blepharoplasten Nucleinsäure vom Typus der Thymonucleinsäure enthalten, wie sie das nucleale Chromatin der Kerne charakterisiert.

Ebenso bedeutsam ist wohl das Zeugnis der Nuclealreaktion für die Beurteilung der beiden Kernbestandteile: Außenkern und Caryosom. Hier stehen sich zwei Auffassungen gegenüber, von denen die eine, hauptsächlich von Kühn und v. Schuckmann vertretene, in dem Außenkern die bei der Teilung den Chromosomen der Metazoenkerne entsprechende Chromatinkomponente, in dem Caryosom dagegen die achromatische, den Teilungsapparat liefernde Komponente lokalisiert, während die andere, hauptsächlich von Hartmann und seiner Schule vertretene Auffassung bei den Trypanosomen beide Komponenten im Caryosom enthalten sein läßt. In dem Widerstreit dieser beiden Anschaungen scheint uns jetzt die Nuclealreaktion, soweit die vier untersuchten Trypanosomenarten in Frage kommen, klar und eindeutig zugunsten der ersteren zu entscheiden. Nur der Außenkern verhält sich bei ihnen chemisch so wie die chromatische Substanz anderer Protozoen- und der Metazoenkerne, was wir auf Grund von Vergleichspräparaten, die wir uns von solchen nach der Feulgen'schen Methode herstellten, behaupten dürfen. Die Annahme, daß das Caryosom den Chromatinanteil enthält, läßt sich danach nicht mehr allgemein für die Trypanosomen aufrechterhalten.

Näher auf diese und andere Probleme der Trypanosomencytologie einzugehen, müssen wir uns versagen, da die hier mitgeteilten Untersuchungen ursprünglich gar nicht in der Absicht unternommen wurden, morphologische Kernstudien anzustellen. Bei der Bearbeitung solcher Fragen wird in Zukunft die von Feulgen angegebene Nuclealreaktion ein wertvolles Hilfsmittel bilden.

Digitized by Google

Zusatz bei der Korrektur: Erst nachträglich kommt uns eine inzwischen erschienene Arbeit von FRIEDA FEULGEN-BRAUNS (Untersuchungen über die Nuclealfärbung, PFLÜGERS Arch. **203**, 1924, S. 415) zu Gesicht, die die kurz gehaltenen Mitteilungen von FEULGEN, die unsere Untersuchung veranlaßten, in willkommener Weise ergänzt. Mit der Nuclealreaktion bei Trypanosomen beschäftigt sich F. FEULGEN-BRAUNS nicht, so daß der Gegenstand unserer Untersuchungen dadurch nicht berührt wird. Auf die Ergebnisse der Verf., die hinsichtlich des Optimums der Hydrolysedauer und der Einwirkungsdauer der fuchsinschwefligen Säure im allgemeinen mit unseren Erfahrungen übereinstimmen, braucht daher hier nicht eingegangen zu werden. Methodologisch bemerkenswert ist, daß für die Herstellung der fuchsinschwefligen Säure eine andere Vorschrift angegeben wird, als wir sie dem Handbuch von SCHMIDT entnommen haben. Der Unterschied besteht im wesentlichen darin, daß das von FEULGEN verwandte Reagens an Fuchsin konzentrierter (0 5 Proz. Fuchsin) ist, als das unsrige, das von einer nur 0,1 proz. Fuchsinlösung ausgeht.

Tafelerklärung.

Tafel 21.

Fig. 1. *Trypanosoma brucei.* Trockenausstrich, Methylalkoholfixierung, Nuclealfärbung, Nachfärbung mit Eosin. Zwischen den das weiße Blutkörperchen umgebenden Erythrocyten 4 Trypanosomen. Ihre Außenkerne dunkel, die Binnenkörper hell, Blepharoplasten nur ganz schwach erkennbar. Phot. 1500 ×.

Fig. 2. *Trypanosoma equiperdum.* Feuchtfixierung: Sublimatalkohol. Nur Nuclealfärbung, keine Nachfärbung mit Eosin. Flagellat in Teilung. Die beiden Blepharoplasten ebenso stark gefärbt wie die Außenkerne. Die Binnenkörper völlig ungefärbt. Phot. 3000 ×.

Fig. 3. *Trypanosoma lewisi.* Feuchtfixierung: Sublimatalkohol. Nuclealfärbung, Nachfärbung mit Eosin. Dreiteilungsstadium. Die Blepharoplasten zeigen das Aussehen kleiner Kerne mit violett gefärbter Außenzone und hellem Binnenkörper. Zeichnung auf der Grundlage eines Photogramms 3000 ×.

Die Mikrophotogramme wurden von dem wiss. Photographen des Georg Speyerhauses, Herrn MAAS, aufgenommen.

Digitized by Google

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Besprechungen.

Cholodny, N.: Zur Morphologie der Eisenbakterien *Gallionella* und *Spirophyllum*. Bericht d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XLII (1914) p. 35 bis 44. Mit 2 Abbildungen im Text.

Diese beiden genannten Eisenbakterien, die als fadenförmig angesprochen wurden, ohne daß bis jetzt jemand Zellen sah, die diese gegliederte Fäden bilden, wurden von CHOLODNY untersucht. Die Resultate sind sehr merkwürdig. Es ergab sich, daß die *Gallionella*-Fäden in Salzsäure ohne jeden Rest verschwinden, *Leptothrix* und andere Fadenbakterien verschwinden niemals. Damit ergab sich die Annahme, daß die „Fadenbakterien *Gallionella* und *Spirophyllum* überhaupt als solche keine lebenden Organismen, sondern nur Ausscheidungen sind. Es gelang CHOLODNY dies auch nachzuweisen. Die beiden genannten fädigen Eisenbakterien sind in den gewöhnlich beschriebenen Formen nichts anderes, als die schraubenförmigen, bandförmigen Ausscheidungen nicht fadenbildender, sondern zunächst einzeln lebender Bakterien. Aus der Beobachtung, daß der „fadeneisenbakterien"haltige Absatz sich auf dem Boden der Gefäße neben den Gefäßwänden ansammelte, schloß CHOLODNY, daß es sich um einen Organismus handle, der an den Wänden sich ansiedle. Durch lotrecht fixierte, an Korkträgern schwimmende Deckgläser, auf denen sich die Eisenbakterien entwickelten, gelang es die ganze Frage klar zu stellen. Es bildeten sich dichotomisch gegabelte Bäumchen, deren Äste schraubig gedreht und bandförmig waren. An den Enden der Gabeläste sitzen kleine Bakterien, einige davon mehr nierenförmig bis bohnenförmig — Konvexseite nach außen —, andere mehr ellipsoidisch kugelig. Letztere nach der Teilung, erstere vor der Teilung; bei jeder Teilung gabelt sich der abgeschiedene Zweig so, daß wiederholte Dichotomien zustande kommen. Oft sind solche Äste mehrfach ineinander geschlungen. Demnach wurden als *Gallionella* und *Spirophyllum* beschriebene Eisenbakterien nur die eiseninkrustierten Gallertstiele kugeliger bis länglicher, an und für sich einzeln lebender, nur durch diese Gallertstiele zu Kolonien verbundener Bakterien bezeichnet; nur das Skelett, das die Kolonie bildet, war beschrieben und *Gallionella* und *Spirophyllum* stellen nur verschiedene Ausbildungen dieser Skelette dar,

Digitized by Google

einmal mehr rundlich, einmal mehr flach. Diese „Fäden" sind nur die Träger des eigentlichen Organismus, der in der Gestalt der beschriebenen Zellen, die dichotomischen Ausscheidungen abschließt. Die Zellen selber lassen sich besonders deutlich darstellen, wenn das Material mit K_4FeCy_6 und Salzsäure behandelt, sodann mit Wasser ausgewaschen und mit J+KJ gefärbt wird. Die Scheiden werden blau, die Zellen gelb bis braun.

Damit haben aber außer *Spirophyllum* auch noch eine Reihe weiterer solcher Eisenfadenbakterien wie *Nodofolium* usw. zu fallen. Dagegen beschreibt Cholodny eine kleinere *Gallionella* mit diplococcenartig angeordnen Endzellen, festerer Skelettsubstanz und intensiverer Färbung (*Gallionella minor*).

Cholodny verweist mit Recht auf analoge Kolonienbildung bei Flagellaten: *Cladomonas*, *Anthophyra*, zu denen wohl noch *Spongomonas*, *Rhipidodendron* kämen, bei denen ebenfalls solche Skelette, die vorherrschend aus Eisenhydroxyd bestehen, vorkommen.

Bemerkenswert an den Kolonien der *Gallionella* ist die ausgesprochene Polarität der Zellen bei *G. ferruginea*. Hier sind die Zellen immer so angeordnet, daß die konvexe Seite der gekrümmten Zellen nach außen gerichtet ist, die konkave dem Skelett ansitzt. Daraus folgt, daß nur die eine Seite der Zelle, die konkave, imstande ist, aus dem Wasser Eisenoxydulverbindungen und Sauerstoff zu resorbieren. Wie aber die merkwürdige spiralige Drehung dieser Abscheidungen zustande kommt, ist nicht aufgeklärt; jedenfalls ist, ganz abgesehen von dieser morphologischen wie physiologischen Polarität, diese Bakterienzelle viel komplizierter als wir es bei den „einfachen" Bakterien vermuten wollen.

Die physiologische Leistung dieser Zellen, gemessen an der Produktion von abgelagertem Eisenoxydhydrat, ist enorm: eine einzige Zelle kann an einem Tage ein Skelettband herstellen, das ihre eigene Länge um einige hundert Mal übertrifft. A. Pascher.

Cholodny, N.: Über die eisenspeichernden Flagellaten *Spongomonas* und *Anthophysa*. Russisch mit deutschem Resumé. Arch. d. Soc. Russ. de Protistologie T. II (1923) p. 210—219.

Der Verf. untersuchte die Beschaffenheit der Gallertstiele bei den beiden genannten Flagellaten. Er fand in der Gallerte von *Spongomonas* eine Menge abgerundeter Körnchen, 2 μ groß, mit sehr zarter Haut und Körnchen im Innern. Nach Behandlung mit K_4FeCy_6 und HCe trat intensive Blaufärbung infolge Berlinerblaubildung auf. In jungen Kolonien finden sich diese kleinen Bläschen auch im Innern der Protoplasten, in dem sie durch die Bewegung des Plasmas hin und her transportiert werden. Auch hier ist eine deutliche Membran und deutliche Körnchenbildung bemerkbar. Neutralrot färbte sie rot. Auch hier ergab sich Berlinerblaufärbung. Cholodny faßt diese Bläschen als Verdauungsvakuolen auf, in denen neben der Verdauung auch Eisenspeicherung stattfindet, worauf sie von der Zelle nach außen hin abgeschieden werden. Aus solchen ausgestoßenen Vakuolen soll sich dann die ganze Gallertkolonie aufbauen.

Ebenso stellte Cholodny eisenhaltige Einschlüsse verschiedener Größe bei *Anthophysa* fest. Es konnte aber hier nicht wahrscheinlich gemacht werden, daß es sich hier ebenfalls um Verdauungsvakuolen handle.

Digitized by Google

Vom physiologischen Standpunkte würden die Beobachtungen CHOLODNY's auf den intracellulären Charakter der Eisenoxydation bei den Flagellaten hinweisen, und damit kommen diese Flagellaten in eine Parallele zu den Eisenbakterien, für welche WINOGRADSKI eine analoge Ansicht aussprach. Damit rückt aber die Frage heran, ob nicht auch für gewisse Flagellaten die Oxydation von Eisenoxydulverbindungen eine Energiequelle darstelle.

Von morphologischen Beobachtungen ist bemerkenswert, daß bei *Spongomonas* die Einzelindividuen durch Plasmodesmen miteinander in Verbindung stehen. Außerdem werden solche Bläschen in der Weise ausgestoßen, daß sie rasch längs der Geißel abgleiten, wobei die Geißeln energisch schwingen. Das spricht für die Existenz einer ziemlich lebhaften Plasmaströmung auf der Geißeloberfläche.

Ref. möchte nur bemerken, daß die kleinen behäuteten Bläschen auch anders gedeutet werden können. Doch darüber an anderer Stelle.

A. PASCHER.

Cholodny, N.: Über Eisenbakterien und ihre Beziehungen zu den Algen. (Mit 6 Figuren im Text). Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XL (1922) p. 326—346.

Diese aus drei Teilen bestehende Arbeit betrachtet das Zusammenvorkommen von eisenspeichernden Bakterien mit Algen. I. Teil. Es ist schon lange bekannt, daß die Fadenalgen *Tribonema*, *Oedogonium* stellenweise mit dicken, oft braun gefärbten Kalkauflagerungen versehen sind, die nicht selten mehr als doppelt so dick sind, wie der Faden selbst. KÜTZING beschrieb diese Algenstadien als Gattung *Psichohormium* und auch als man das Fakultative der Erscheinung erkannte, wurde der Ausdruck *Psichohormium*-Stadium beibehalten. Diese Bildungen brachte man in Zusammenhang mit der Assimilationstätigkeit der Algen, wobei das Eisenoxydhydrat, das gespeichert wird, als Produkt der Assimilationstätigkeit entstehe, und von dem im Wasser gelösten Eisenspat Kohlensäure abgespalten würde.

Es gab aber keine Erklärung für die Tatsache, daß immer eine gallertige Masse überbleibt, wenn den verdickten Stellen Salzsäure zugesetzt wird. Doch wird die Bildung dieser Inkrustation resp. der Gallerten ziemlich allgemein als Produkt einer aktiven Tätigkeit der betreffenden Algenzellen aufgefaßt.

CHOLODNY hatte Gelegenheit diese häufigen Stadien genau zu untersuchen. Schon die genaue direkte mikroskopische Betrachtung ergab, daß die Gallerte dieser Inkrustationen keineswegs das Produkt irgendeiner Verschleimung oder Quellung der Algenmembran sein könne. Es ließen sich immer scharfe Grenzen zwischen Zellmembran und Gallerte feststellen.

Es ergab sich ferner, daß die Gallerte eine eigenartige Struktur zeigte, als ob sie durch eine Menge feiner Kanäle durchzogen sei. Wurde das Eisenoxyhydrat weggelöst, die Schrumpfung der Gallerte durch Härtung mit Formaldehyd vermieden und dann mit Gentianaviolett oder Karbolfuchsin gefärbt, so waren deutlich streptococcenartig aneinanderschließende Bakterien in der Gallerte zu beobachten. Diese Bakterien maßen 0,8—0,9 μ in der Länge, 0,5—0,6 μ in der Dicke.

Digitized by Google

Es handelt sich jedenfalls um ein Bakterium, das auf der Alge lebt, Gallertkolonien bildet, in denen die Bakterien fadenförmig zusammentreten. Diese Bakterien schlagen Eisen nieder, sind Eisenbakterien einer bis jetzt unbekannten Form, die CHOLODNY als *Sideromonas confervarum* bezeichnet. CHOLODNY studierte nur die Psichohormienstadien von *Tritonema*, solche Stadien kommen aber auch bei anderen Fadenalgen vor und es wäre zu untersuchen, ob überall der gleiche Eisenbacillus vorliegt.

Aller Wahrscheinlichkeit hat *Sideromonas confervarum* auch ein bewegliches Stadium, das die Neuinfektionen besorgt. Sporenbildung konnte nicht beobachtet werden.

Im II. Teile seiner Arbeit bespricht CHOLODNY die Möglichkeit einer „Symbiose" zwischen diesem *Sideromonas confervarum* und der *Tribonema*-Alge. Gegen die Auffassung dieses Zusammenlebens als Parasitismus spricht die Tatsache, daß die betreffenden Algenzellen in keiner Weise irgendwie pathologische Erscheinungen zeigten, im Gegenteil sie erschienen oft kräftiger und grüner als die anderen nicht besiedelten Zellen. Gegen einen bloßen Epiphytismus spricht nach CHOLODNY die Tatsache, daß fast ausschließlich nur *Tribomena* diese Inkrustationen zeigte. So denkt er an eine Symbiose und er erörtert die Möglichkeit eines gegenseitigen Nutzens, der für beide Teile aus diesem Zusammenleben resultieren sollte.

Sideromonas braucht wie alle Eisenbakterien eine konstante Sauerstoffzufuhr, um die Eisenoxydulverbindungen in Eisenoxydverbindungen überzuführen. Die Alge wäre gewissermaßen der aktive Sauerstoffbildner, wozu der Umstand käme, daß die *Tribonema*-Fäden meistens am Substrat fixiert nie ganz untersinken können. An dem Standorte, dem CHOLODNY sein Untersuchungsmaterial entnahm, — ein Brunnen, war von anderen Eisenbakterien nichts zu finden, während z. B. *Leptothrix* in der ableitenden Rinne des Brunnens, die von der Sonne getroffen und wärmer war, vorkam.

Es wurde bereits erwähnt, daß die besetzten Zellen dunkler grün waren; sie hatten auch mehr Assimilate gespeichert, die betreffenden Zellen sind sicherlich modifiziert, sie werden den Ruhezellen sehr ähnlich und bei ihrer Keimung wird die Membran gesprengt. Die Auffassung der älteren Autoren, daß zuerst die Zellen in solche modifizierte Ruhezellen übergingen, und dann erst die Kalk- und Eisenaufspeicherung vornehmen, ist falsch; zuerst käme es zur Bildung der mit Eisenhydroxyd intendierte Gallerte und diese hätte die Bildung der modifizierten Zellen zur Folge. CHOLODNY erwägt sogar die Möglichkeit, daß die Reservestoffe der Algenzellen irgendwie aus den organischen Verbindungen der Gallerte entnommen werden. Nun ist auch der Chromatophorenapparat vergrößert, die modifizierten Zellen sind so viel mehr grün als die nicht besetzten Algenzellen; damit wird auch die Assimilationstätigkeit erhöht, es kommt zu einer größeren Sauerstoffabscheidung.

CHOLODNY kommt zur Auffassung, daß es sich mehr um eine Symbiose handelt.

Ich kann diesen Gedankengängen CHOLODNY's nicht folgen. Ich habe den Eindruck, als ob die mit Inkrustationen besetzten Zellen, eben dadurch, daß sie sich in ihrer Ausbildung den Ruhezellen nähern, in ihrem

Digitized by Google

aktiv vegetativen Leben gehemmt seien, die Bildung von Ruhezellen schließt immer an eine partielle oder totale Hemmung des normalen Getriebes des Stoffwechsels an. Ich selber habe auch niemals gesehen, daß derart befallene Zellen, sich im Fadenverbande teilen. Die Teilung wird fast ausschließlich von den freien, nicht besetzten Zellen vollzogen; dadurch rücken auch Inkrustationen am Faden immer weiter voneinander. Jedenfalls sind die besetzten Zellen vegetativ gehemmt.

Ich darf vielleicht hier auch die Beobachtung erwähnen, daß diese modifizierten, den Ruhezellen ähnlich gewordenen Zellen mit der Zeit frei werden dadurch, daß die Gallerte, die der Träger für den gespeicherten Kalk wie das Eisen ist, mit der Zeit abgebaut wird von bestimmten Bakterien, damit werden die Ruhezellen wenigstens teilweise frei und keimen dann aus.

Sicher ist, daß die Bakterien durch die O-Abscheidung der Alge Nutzen haben, die Alge selber wird aber in den betroffenen Zellen vegetativ gehemmt. Ich glaube, von einer Symbiose, aufgebaut auf dem Prinzip der gegenseitigen Rentabilität, wird man nicht sprechen können. — Ich glaube, daß überhaupt nur sehr wenige Symbiosen in der Natur einer solchen altruistischen auf Gegenseitigkeit aufgebauten Anschauung entsprechen würden.

Wir kennen demgegenüber ferner eine Reihe Fälle spezialisierten Epiphytismus', wo bestimmte Organismen nur auf ganz bestimmten Formen leben und bei denen der Vorteil sicher nur auf Seite der Epiphyten liegt. Dabei ist der Epiphyt völlig auf den Wirt eingestellt, kommt nur auf ihm vor, bei aller Assimilationsfähigkeit, doch in einer räumliche Abhängigkeit von ihm. In den meisten Fällen ist der Grund für diese Gebundenheit der Epiphyten an den Wirt nicht ersichtlich, wir können nur die Tatsache feststellen, daß eine solche Gebundenheit vorliegt, ebenso wie zu sehen ist, daß der Wirt keine Schädigungen hat.

Dadurch aber, daß solche Vorkommnisse immer von dem Gesichtspunkte des gegenwärtigen Nutzens aus betrachtet werden, wird aber die ganze Sache von vornherein auf eine andere Basis gebracht.

Im Falle *Sideromonas-Tribonema* scheint mir die Alge unter allen Umständen der geschädigte, weil an den befallenen Zellen gehemmte Teil zu sein — von einer Symbiose mit gegenseitigem Vorteil kann nicht die Rede sein.

Im dritten Teil seiner Arbeit begründet CHOLODNY noch andere Fälle des Zusammenvorkommens von Eisenbakterien und Algen von der Frage ausgehend, ob nicht überhaupt eine allgemeinere Tendenz zum Zusammenleben dieser beiden Organismengruppen vorläge. Und er begründet das Zusammenvorkommen grüner Protococcalen mit *Leptothrix*, wo die Protococcale lebhaft assimilierte und die *Leptothrix*-Kolonien sehr lebhaft gediehen und er bespricht den täglichen Wechsel in den biologischen Bedingungen dieses Zusammenlebens. Bemerkenswert sind seine Beobachtungen vom Zusammenleben einer fädigen Blaualge (*Jolipothrix*) — die wie auch ein *Oedogonium* der Länge nach schraubig umwunden war von *Leptothrix*-Fäden, so daß CHOLODNY direkt von Schlingbakterien spricht.

Auch *Gallionella* fand er mit einer grünen Alge zusammen. Es ist Tatsache, daß es gewiß sehr viele solcher Biocönosen geben wird, bei

Digitized by Google

denen die einzelnen Komponenten indirekt in physiologische Wechselwirkung treten. Alle diese Vorkommnisse sollten wohl auf Grund exakter Kulturmethoden geprüft werden.

Die Beobachtungen CHOLODNY's sind von größtem Werte; sie haben auch speziell im Falle *Sideromonas-Tribonema* durch ÚLEHLA eine viel tiefergehende Deutung erfahren; es sei hier auf das nachstehende Referat über ÚLEHLA's Arbeit verwiesen. A. PASCHER.

Úlehla, Vladimir: Über CO_2 und pH-Regulation des Wassers durch einige Süßwasseralgen. Berichte d. Deutsch. Gesellsch. Bd. XLI (1923) Generalversammlungsheft p. 20—31 (mit einer Textfigur).

Diese Arbeit — deren ausführliche Darstellung noch erscheinen wird und a. a. O. nur in einer Resümee-artigen kurzen Fassung gegeben ist, ist eine der grundlegendsten und bedeutsamsten Arbeiten über die Ökologie und Biologie der Organismen des Wassers. ÚLEHLA ging bei dieser, wie auch bei seinen seinerzeitigen Untersuchungen über den biologisch so merkwürdigen Pilz *Basidiobolus* von der Anschauung aus, daß der Zellmembran der lebenden Zelle eine weit größere Bedeutung zukomme, als man diesem angeblichen „toten“ Gebilde zuzuschreiben geneigt ist, eine Bedeutung, die durch die leichte Beeinflußbarkeit der Membran durch äußere Faktoren noch erhöht wird. Bereits früher fand der Verf., daß die Spitzenzellen von *Basidiobolus*, wie auch von *Cladophora* platzen und sich entleeren, wenn sie in ein saures Medium gebracht werden, dadurch daß der Druck der Zellmembran auf das Plasma plötzlich gesteigert wird. Dieser Druck der Membran kommt aber dadurch zustande, daß infolge H-Ionenadsorption der Zustand der Zellmembran verändert wird. Die Schwellenwerte für diese Zellzerreißungen liegen sehr niedrig: $1 - 2 \times 10^{-5}$ n bei *Basidiobolus*, bei *Cladophora* zwischen $1 - 2 \times 10^{-4}$ n HCl. Es konnten aber innere Schädigungen der Protoplasten bereits in Lösungen von $pH = 6{,}0 - 6{,}5$, also in kaum merklich angesäuertem Wasser festgestellt werden.

Die an *Cladophora* gemachten Beobachtungen brachten nun ÚLEHLA dahin, diese Alge und im Vergleich auch andere Algen zu studieren. Wie kommt es, daß bei dem Stoffwechsel der Alge, bei dem CO_2-Wechsel, während Assimilation und Atmung derartige Schädigungen der Zellhaut nicht auftreten. Ferner taucht die Frage auf, wie diese gegen pH-Schwankungen so empfindlichen Organismen die täglichen CO_2-Schwankungen in den Gewässern aushalten, um so mehr als ja mit den Veränderungen, die die Zellhaut in ihrer Permeabilität durch diese Schwankungen erleidet, der ganze Stoffaustausch der Zelle ständig geändert wird.

ÚLEHLA fand nun, daß tatsächlich die freie Kohlensäure wie auch der Schwefelwasserstoff durch ihre H-Ionen in eingreifender Weise entscheidend sind für die Existenz mancher Algengesellschaften.

Eine Gruppe von Algen — er nennt sie „acidophob“ — z. B. *Cladophora*, *Enteromorpha*, *Chaetomorpha* und andere *Siphonocladiales* und auch *Oedogonium* haben ihre optimale [H']-Konzentration um 7,5—7,7 herum.

Digitized by Google

Eine andere Gruppe — Desmidiaceen u. a. — „alkaliphob“ genannt, verlangen pH<6,8, sie stimmen darin mit dem Torfmoos überein, wo sie ja oft reichlich auftreten. Für diese Torfmoors hatte bereits MEVIUS nachgewiesen, daß sie nicht so sehr „kalk“scheu sind, als daß sie vielmehr „durch die anläßlich der Hydrolyse des Karbonats und Bikarbonats entstehenden OH'-Ionen geschädigt werden“.

Spirogyra liegt annähernd in der Mitte; ihr H-Optimum liegt im pH 7,02—7,02 herum.

Das verschiedene Verhalten von *Spirogyra* und *Cladophora* geht klar aus einer von ÚLEHLA gebenen Tabelle hervor. So liegen die Wachstumsoptima beider Algen bei sehr verschiedenen pH-Werten. *Spirogyra* hat bei pH = 7,2 das Wachtstumsoptimum, bei pH = 7 ist bereits Wachstum und Teilung vorhanden, das sind aber Werte, bei denen *Cladophora* noch geschädigt wird; während *Cladophora* bei pH = 7,5 sich teilt und wächst, flaut bei *Spirogyra* das Wachstum ab, und bei dem Wachstumsoptimum von *Cladophora* bei pH = 7,7—7,9 hört bei *Spirogyra* das Wachstum ganz auf und es erfolgt Zygotenbildung. Liegt bei *Cladophora* die Grenze der Zoosporenbildung bei 7,2—7,4, so bei *Spirogyra* die „Zygotengrenze“ bei 7,7—7,9. — Daraus erhellt aber auch, daß ein gemeinsames Vorkommen beider Algen, ohne besondere Schutzeinrichtungen nicht möglich ist; sie können nur nacheinander entsprechend dem Verschieben der pH-Werte auftreten.

ÚLEHLA geht nun auch der Frage nach, ob sich „Schutzeinrichtungen“ finden, die rein lokal einen pH-Unterschied bewirken.

Tatsache ist, daß das Meer durch den Besitz seiner Karbonate das pH in gleicher Höhe hält, in einem Werte von 7,9—9,1. ÚLEHLA prüfte die Verhältnisse auf der Insel Väderö nach und fand ebenfalls konstante Werte, allerdings infolge der lokalen Verhältnisse etwas niedriger, bei 7,4, und zwar trotz der starken Schwankungen an CO_2. Störte er aber das Karbonatpuffergleichgewicht durch Sättigung des Meerwassers mit CO_2, so sank Assimilation wie Atmungsintensität der Algen (*Cladophora*) sehr rasch, bis sie bei pH 6,8—6,6 fast gleich Null ward. Als erstes Anzeichen des pH-Anstieges stellte sich Schwärmerbildung ein.

Merkwürdigerweise ergab die Untersuchung verschiedener Süßwässer (Leitungswasser, Drainagewasser, Bäche usw.) ebenfalls eine „ganz erstaunliche“ pH-Konstanz um 7,4—7,6. Nur in stehenden Gewässern sind größere Schwankungen, Tümpel mit *Lemna* 7,0—7,2; Flachtümpel mit starker submerser Vegetation überstiegen sogar gelegentlich 8,2, wobei wesentlich ist, daß derartige Tümpel große Tag- und Nachtschwankungen zeigen, die natürlich an klaren Tagen, an denen lebhafte Assimilation stattfindet, am ausgesprochensten sind.

Es zeigte sich nun, daß sowohl *Cladophora* wie *Oedogonium* nur dort vorkommen, wo die untere pH-Grenze von 7,4 nie erheblich überschritten wird, in denen also Pufferung stattfindet. Diese Pufferung wird im Süßwasser ebenfalls von Karbonaten (Calcium ev. Eisenkarbonat) vollzogen und ÚLEHLA meint, daß darin die Tatsache, daß die genannten Algen meist auf Kalk-Ziegelsteinen festsitzen, Schneckengehäuse besiedeln, nicht bedeutungslos sei, da sie wie lokale pH-Regulatoren wirken.

Digitized by Google

Hier ist die Anpassung an die pH durch die Lebensweise nicht aber durch die Organisation der Zelle gegeben.

Überraschenderweise aber konnte ein *Oedogonium* festgestellt werden, das eine starke Ansäuerung des Leitungswassers vertrug, in mit CO_2 gesättigtem Wasser voll assimilierte, während *Cladophora* zugrunde ging. Dabei war nach kurzer Zeit der Assimilation eine deutliche Abnahme der titrierbaren Kohlensäure und damit ein Anstieg von pH zu bemerken. 10 g Frischmaterial *Oedogonium* pro Liter Wasser konnte innerhalb 24 Stunden bei dauernder Belichtung das pH des Wassers von 6,5 auf 7,2 heben und damit den Normalzustand herstellen. Bei der Tatsache der Assimilation ist dies nicht abnormal. Es ergab sich aber die Tatsache, daß auch verdunkelt pH stieg, — das Wasser also alkalischer wurde, obwohl gleichzeitige Titrierungen ergaben, daß auch in diesem Falle infolge der Atmung die CO_2-Menge stieg.

Die Alge konnte daher die Lösung auspuffern. Tatsächlich war es ein *Oedogonium* mit großen Mengen Kalkinkrustationen — wie sie seinerzeit als *Psichohormium*-Studium beschrieben wurden und von denen CHOLODNY — siehe das Referat auf S. 518 — nachwies, daß sie aus Calciumkarbonat beständen, das im Schleime von Bakterien gebildet wird, die in der Form einer *Zoogloea* epiphytisch auf den Algen leben. Bereits CHOLODNY hat vermutet, daß es sich hier nicht um einen bloßen Epiphytismus, sondern um eine Symbiose handele. Aus den Versuchen ÚLEHLA's geht aber klar hervor, daß diese Psichohormien das Puffersystem des *Oedogoniums* darstellen, mit dem es pH auf ca. 7,4 hält. Steigt der Gehalt an CO_2, so löst sich eine entsprechende Menge Karbonat als Bikarbonat und drückt durch freiwerdende OH-Ionen die [H·] wieder herab.

Ließ ÚLEHLA solche Algen durch 24 Stunden in CO_2 gesättigtem fließendem Wasser — pH = 5,4 — so wird das ganze Carbonat aus dem Schleime der Bakterien herausgelöst. Darauf hört die Gasblasenbildung auf und die Alge sank ab, um — auch in normales Wasser zurückgebracht — abzusterben.

ÚLEHLA spricht auch diese Form der Symbiose als Elektrosymbiose an und denkt an eine weitere Verbreitung bei niederen Pilzen, bei höheren Pflanzen.

Ich habe diese Arbeit oft in direkt wörtlicher Anlehnung an die bis jetzt vorhandene Mitteilung ÚLEHLA's wiedergegeben, weil sie mir in in vielen biologischen Fragen, die die Mikroorganismen betreffen, direkt Richtung gebend zu sein scheint. Für eine ganze Reihe von Fragen ist jetzt die experimentelle Basis gegeben.[1]) A. PASCHER.

Kuschakewitsch, Sergius: Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Volvox*. Bull. de l'Acad. Sc. de l'Oukraine. Vol. I (1923) S. 31—36.

Der Verfasser macht hier auf eine merkwürdige Tatsache in der Entwicklung von *Volvox* aufmerksam, die anscheinend bis jetzt übersehen

[1]) Vielleicht darf auch hier auf die kleine Arbeit WERMEL's im vorigen Heft unseres Archivs hingewiesen werden.

Digitized by Google

worden ist.[1]) Wenn aus vegetativen Zellen, Parthenogonidien, durch Teilung wieder neue Tochterkolonien werden, so tritt bereits beim achtzelligen Stadium die Einkrümmung der Zellenplatte zur Kugelgestalt auf. Je mehr die Teilungen vorschreiten, desto mehr vertieft sich diese Höhlung, bis sich schließlich die Randzellen der nun kugelig zusammengebogenen Platte fast berühren. Diese Öffnung schließt sich kurz vor der Ausbildung der Geißeln. So wurde die Sache bisher dargestellt. KUSCHAKEWITSCH zeigt aber, daß hier eine Erscheinung übersehen wurde. Die auf die vorhin geschilderte Weise entstandene Hohlkugel ist an ihrer vorderen Mündung von vier Randlappen begrenzt. Sind diese Randlappen zuerst gegen das Innere der Hohlkugel gerichtet, so richten sie ihre Spitze sehr bald nach außen, wobei die Öffnung der Hohlkugel sich sehr verbreitert. Dann greift dies Sichnachaußenumschlagen der vier Randlappen aber auch auf die Hohlkugel selber über, es kommt zu einer Umstülpung der Hohlkugel, so daß in den Zwischenstadien die Hohlkugel wie mit einer umgeschlagenen Krempe versehen aussieht. Diese Umstülpung schreitet immer weiter vor, bis schließlich die ganze Hohlkugel sich umgestülpt, die frühere Innenfläche zur Außenfläche geworden ist und die vier Randlappen sich wieder so weit nähern, bis sich die umgestülpte Hohlkugel jetzt völlig durch Vernarbung der Randlappen schließt. In diesem Stadium ist die junge Kolonie noch ziemlich flach fast etwas muldenförmig, gastrulaartig. Sie weitet sich aber bald aus, bis schließlich eine geschlossene Hohlkugel daraus resultiert, deren Wand einschichtig ist. Dann beginnt die Bildung der Geißeln. Während des ganzen Prozesses erfolgen aller Wahrscheinlichkeit nach Zellteilungen, denn die Zellen scheinen zuerst schmaler und höher zu sein, um schließlich gegen die Zeit der Geißelbildung wieder niedriger und breiter zu werden. Die Kerne liegen in der primären Hohlkugel gegen das zentripetale Ende der Zellen zu, bei den umgestülpten aber dann weit gegen die Oberfläche der Kolonie zu. Der Autor konnte leider nicht ermitteln, ob diese Umstülpung der Hohlkugeln auch statthat bei der Bildung der Spermatozoiden. *Volvox aureus* und *Volvox tertius* verhalten sich gleich, bei *Volvox globator* aber sind Unterschiede vorhanden. — Die Wand der primären Hohlkugel ist hier dünn und durchsichtig, die Zellen sind länglich, doch ist ihre Längsschicht nicht radiär, sondern tangential zur Hohlkugel. Dann aber werden am aboralen, der primären Mündung entgegengesetzten Pole der Hohlkugel die Zellen viel dicker, diese Stelle beult sich nach außen aus, so daß die primäre Hohlkugel eine aborale Aussackung bekommt, die auch viel grüner ist als der andere nicht verdickte Teil der Hohlkugel. Diese dicker und grüner werdenden Zellen greifen nun immer mehr auf die Hohlkugel über, zugleich stülpt sich aber diese immer größer werdende Aussackung gegen das Innere der Hohlkugel ein, diese Einstülpung geht schließlich durch die Öffnung der primären Hohlkugel hindurch, bis endlich alle Zellen der Hohlkugel den erwähnten Prozeß durchgemacht haben, dabei aber mit umgestülpt wurden. Danach verhält sich *Volvox*

---

[1]) Auf die hier beschriebene Umkehrung der jungen Kolonien von *Volvox* und anderen Volvocineen hat schon HARTMANN (dieses Archiv Bd. 43 1921) hingewiesen. Vergleiche auch die im Bd. 49 Heft 2 dieses Archivs erscheinende Arbeit desselben Autors. Der Herausgeber (H.).

Digitized by Google

globator, der ja von vielen Autoren wohl mit Recht von den anderen beiden bei uns beschriebenen Arten abgetrennt wird, auch in bezug auf die Art der Umstülpung der primären Hohlkugel anders.

Diese Umstülpung erscheint dadurch bedingt, daß in der primären Hohlkugel durch die Art, wie sich eine solche Parthenogonidie zu einer Tochterkolonie weiterteilt, die Tochterzellen so orientiert sind, daß ihr Vorderende gegen das Centrum der Hohlkugel gerichtet ist, während die Hinterenden nach außen stehen. Da aber die Geißeln an den Vorderenden gebildet werden, so werden durch diese Umstülpung die geißelbildenden Vorderenden an die Oberfläche der Tochterkolonien gebracht.

Diese Umstülpung erfolgt sehr rasch, in ungefähr 1 Stunde bei 20 bis 22° Celsius. Da die Zellteilungen aber relativ langsam verlaufen, so erscheint es nach KUSCHAKEWITSCH nicht wahrscheinlich, daß durch lokalisierte Zellvermehrungen diese Umstülpung hervorgerufen wird. Nun hat bereits OVERTON beobachtet, daß die Ausscheidung der intracellulären Gallerte bei *Volvox* zwischen der Beendigung der Furchung und dem Beginn der Geißelbildung fällt. Nun fällt auch die Umstülpung der Kolonie in diese Zeit. So vermutet KUSCHAKEWITSCH, daß diese gebildete Gallerte die Umstülpung der Kolonie verursache: falls die Gallertbildung am aboralen Pole und zwar an den Hinterenden der Zellen beginne, so muß sich damit eine Umstülpung der ganzen Kolonie ergeben. — Das ist aber noch genau zu prüfen, ebenso wie eine cytologische Prüfung embryonaler Stadien im Hinblicke auf die Lage der Zelle in der primären und in der umgestülpten Hohlkugel noch durchzuführen ist, was ja bei der hochgradigen Polarität der *Volvox*-Zellen leicht möglich ist.

Leider ist die vorzügliche Arbeit KUSCHAKEWITSCH in diesen beiden Fragen ein Torso geblieben. KUSCHAKEWITSCH flüchtete sich während der Umsturzzeit in die Wälder zwischen Dnjepr und Desna und machte in dieser Zeit diese interessante Beobachtung bei sehr bescheidensten Hilfsmitteln, wobei er in der biologischen Station am Dnjepr arbeitete. Die beiden letzterwähnten Einzelfragen stehen noch unbeantwortet. KUSCHAKEWITSCH ist noch vor der Drucklegung seiner Arbeit in Konstantinopel gestorben. A. PASCHER.

Gicklhorn, Josef: Eine einfache Methode zur Darstellung der Geißeln mit Basalkorn bei Flagellaten, besonders bei Eugleninen. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. mikrosk. Technik XXXVIII (1921) p. 123—129.

GICKLHORN gibt für die ausschließliche Färbung von Geißel und Basalhorn eine schwache etwa 0,05 proz. wässerige Methylenblaulösung an, der auf 50 cm³ 3—8 Tropfen konzentrierte NH_3-Lösung zugesetzt werden. Die Färbung wird in der Weise durchgeführt, daß man dem Präparat mit dem lebenden Materiale einen größeren Tropfen am Rande zusetzt, der in das Präparat diffundiert. In einer bestimmten Zone kommen nun Farbstoff und NH_3 in ein nicht näher angebbares Mengenverhältnis, das eben für die Färbung von Geißel und Basalhorn günstig ist. Geißel und Blepharoplast sind hellblau gefärbt; die farbigen Strukturen sind klar und scharf lokalisiert. Die Färbung ist nur wenige Stunden haltbar und dient zu rascher Feststellung der Geißel und Basalkorn-

Digitized by Google

verhältnisse; es tritt mit der Zeit Verquellung der Protoplasten ein. Die sonst so rasch verquellenden Geißeln werden relativ langsam verquollen.

Der Autor teilt auch hierbei einige kleinere Beobachtungen mit. Beim Vordringen der genannten ammoniakalischen Lösung läßt sich das Hervortreten der Gallertfäden bei verschiedenen Flagellaten, das sonst fast explosionsartig erfolgt, schön und langsam verfolgen. Bei *Astasia tenax* ist ein gegabeltes Basalkorn vorhanden, wobei der eine Gabelast die Hauptder andere die Nebengeißel trägt; das Basalkorn liegt hier der Vakuole an.

Kombiniert man die von GICKLHORN angegebene Methode in der Weise mit der WADDINGTON'schen, daß man nach WADDINGTON vorher Tannin + Glycerin (1:4) anwendet, wodurch die Vakuole größer und sehr stark konturiert wird, dann tritt die Lage von Basalkorn und Vakuole besonders klar hervor.

Der Referent hat GICKLHORN's Methode wiederholt und mit bestem Erfolge besonders bei raschen Freilanduntersuchungen angewendet und fast immer befriedigende Ergebnisse mit ihr gehabt. A. PASCHER.

Elenkin, A. A.: Ob izmeneniiakh v klassifikatsii sem. *Chroococcaceae* v klasse zelenykh vodoroslei. (De *Chroococcacearum* classificatione notula.) — Notulae syst. Inst. Crypt. Horti Bot. Petropolitani, 2, 4. Petrograd 1923. — Russisch.

Elenkin, A. A.: Schema *Chroococcacearum classificationis*. Notulae syst. Inst. Crypt. Horti Bot. Petropolitani, 2, 5. Petrograd 1923.

Der Verf. hat seine systematischen Studien über die fadenförmigen Cyanophyceen nunmehr auf die einzelligen Formen ausgedehnt. Eine monographische Bearbeitung dieser systematisch so schwierigen Algengruppe ist in Aussicht gestellt.

Der Verf. lehnt eine systematische Gruppierung der Formen bloß nach den Zellteilungsrichtungen, wie sie KIRCHNER und CROW (in der früher referierten Arbeit) vorgeschlagen haben, ab. Es werden auf diese Weise phylogenetisch sehr verschiedene Gattungen, wie z. B. *Aphanothece* und *Gloeothece*, oder *Aphanocopsa* und *Gloeocapsa* einander nahe gerückt; andererseits kommt man bei Berücksichtigung der Form der kolonialen Verbände zu einem natürlichen und phylogenetisch richtigerem Bild.

Nach diesen Gesichtspunkten zerlegt der Verf. die *Chroococcaceen* in drei große Gruppen:

1. *Coccobactrae* mit den Gattungen *Synechococcus* (inkl. *Synechocystis*), *Bacularia*, *Dactylococcopsis*, *Myxobactron* und *Spirulina*;

2. *Gloeococceae planimetrae* mit Formen mit flächenförmigen Kolonien (*Merismopedium*, *Tetrapedium* und *Holopedium* mit den subgenera *Coccopedium*, *Euholopedium* und *Microcrocis*);

3. *Gloeococceae stereometreae* mit Zellkolonien, die durch Teilungen nach drei Raumrichtungen entstehen.[1]) Diese Gruppe zerfällt in die *Homoeogloeae* mit undifferenzierten Schleimhüllen und in die *Heterogloeae* mit distinkten Schleimhüllen. Zu dem ersteren ist zu zählen die Gattung

[1]) Ausnahme *Rhabdoderma*!

Digitized by Google

Microcystis, die als Repräsentant der eigenen Untergruppe der *Solidae* angesehen wird und in sehr weitem Sinne gefaßt ist, und die Gattungen *Gomphosphaeria* (inkl. *Coelosphaerium*), *Coelosphaeriopsis* und *Pilgeria*, die als *Excavatae* zusammengefaßt sind. — Die *Heterogloeae* zerfallen in die *Tegumentotenuiores* mit *Chroococcus* (inkl. *Eucapsis*, *Oncobyosa* u. a.) und in die *Tegumentocrassiores* mit der sehr weit gefaßten Gattung *Gloeocapsa*, die die alten Gattungen *Entophhysalis*, *Placoma*, *Chondrocystis* u. a. enthält.

Ich lasse ELENKIN's Schema folgen.

Familie *Chroococcaceae* NAEG.

I. ***Coccobactrae*** ELENK.

Cellulae globosae, ellipsoidales, elongatae, oblongo-cylindraceae, rectae vel vario modo curvatae, vel spiraliter contortae autonomica viventes aut paucae in familias parvulas nec bene definitas consociatae, membrana tegumento gelineo carenti sed interdum in mucum gelineum conglomeratae. Multiplicatio fit in unam directionem.

a) *Coccocellulae* ELENK.

Gen. *Synchococcus* (NAEG.) ELENK.

Subgen. *Synechocystis* (SAUV.) ELENK.: cellulae sphaericae.

Subgen. *Eusynechococcus* (NAEG.) ELENK.: cellulae ellipsoidales, oblongae vel subcylendraceae.

b) *Cylindrocellulae* ELENK.

Gen. *Bacularia* BZI.: cellulae oblongo-cylindraceae vel lineari-oblongae, rectae.

c) *Fusiformicellulae* ELENK.

Gen. *Dactylococcopsis* HANSG.: cellulae acutae fusiformes, modice vel falcato-incurvatae, multiplicatio fit divisione transversa.

Gen. *Myxobactron* SCHMIDLE: cellulae truncatae fusiformes rectae vel irregulariter arcuatae, multiplicatio fit divisione transversa.

d) *Spiralicellulae* ELENK.

Gen. *Spirulina* TURP.: cellulae cylindricae in spiram contortae apice constanter aequales, multiplicatio divisione transversa.

II. ***Gloeococceae planimetrae*** ELENK.

Cellulae sphaericae, quadratae, elongatae vel bacilliformes, in strato unico ordinatae, familias lubricas muco gelineo communi circumfuso tabulares vel pelliculares efficientes. Dispositio cellularum semper in planitie una.

a) *Regulares* ELENK.

Cellulae regulariter dispositae; multiplicatio fit perpendiculariter ad directiones unas.

Gen. *Merismopedium* MEYEN: cellulae globosae.

Gen. *Tetrapedium* REINSCH: cellulae quadratae, quadrangulares vel trigonae.

b) *Irregulares* ELENK.

Cellula irregulariter dispositae; multiplicatio irregularis, sed in planitie una.

Digitized by Google

Gen. *Holopedium* (LAGER) ELENK.

Subgen. *Coccopedium* (TROITZK.) ELENK.: cellulae globosae.

Subgen. *Euholopedium* FORTI: cellulae subglobosae vel ellipsoideae.

Subgen. *Microcrocis* (RICHT.) FORTI: cellulae bacilliformes.

III. *Gloeococceae stereometrae* ELENK.

Cellulae globosae vel ellipsoidales, varius subcylindraceae in familias lubricas solidas vel intus excavatas consociatae, rarissime solitariae, muco gelineo communi circumfuso; multiplicatio fit in directiones tres, rarius divisione transversa ad unam directionem, sed deinde cellulae actione mechanica irregulariter inter se aggregantur, corpora solida formantes.

A. *Homoeogloeae* ELENK.

Cellulae in materium mucosam homogeneam conglomeratae eo modo tegumentis secundariis carentes, membranae cellularum diffluentes, rarissime familiae tegumentis achromaticis sublamellosis aut singulae cellulae tegumento gelineo circumfusae.

1. *Solidae* ELENK.

Cellulae in stratibus compluribus ordinatae (in muco homogeneo plus minus dense et irregulariter dispersae), familiae solidae, rarius clathratae, macro- et microscopicae, amorphae vel forma definita characteristica constitutae (globosae vel subglobosae).

Gen. *Microcystis* (KÜTZ.) ELENK.: Familiae macro- et microscopicae, plus minus globosae aut amorphae, solidae vel rarius clathratae; cellulae sphaericae vel elongatae in muco homogeneo dispersae.

+ *Macroscopicae* ELENK. (*Aphanocapsa* NAEG., *Aphanothece* NAEG.) familiae globosae vel amorphae.

×) *Globosae* ELENK.

Subgen. *Eucoccochloris* (KIRCHN.) ELENK. (*Aphanocapsa* NAEG. pro min. p.; *Aphanothece* NAEG.: sect. *Coccochloris* KIRCHN.): familiae plus minus evidenter globosae.

××) *Amorphae* ELENK.

Subgen. *Gipsothece* ELENK., (*Aphanocapsa* NAEG. et *Aphanothece* NAEG. pro mai. p.): familiae amorphae.

++) *Microscopicae* ELENK.

Subgen. *Eumicrocystis* ELENK. (*Microcystis* KÜTZ., *Anacystis* MENEGH., *Polycystis* KÜTZ., *Clathrocystis* HENFR., *Planosphaerula* BZI.): familiae microscopicae.

2. *Excavatae* ELENK.

Cellulae peripherice ordinatae, familias lubricas, intus cavas, plus minus globosas microscopicas efficientes.

a) *Distantes* ELENK.: cellulae liberae.

Gen. *Gomphosphaeria* (KÜTZ.) ELENK.

Subgen. *Eugomphosphaeria* ELENK: cellulae cuneatae, cordatae, ellipsoidales vel subglobosae vulgo in pedicellis centro fixis insidentes.

Digitized by Google

Subgen. *Coelosphaerium* (NAEG.) ELENK.: cellulae globosae vel elongatae, pedicellis plerumque carentes.

Gen. *Coelosphaeriopsis* LEMM.: tegumento gelineo bene conspicuo, singulas cellulas circumdanti et praesertim divisione familiarum a Coelosphaeriis bene distinguitur.

b) *Concrescentes* ELENK.: cellulae concrescentes.

Gen. *Pilgeria* SCHMIDLE: cellulae polyedricae ad perisphaeriam concrescentes.

B. Heterogloeae ELENK.

Cellulae globosae, oblongae vel bacillares, tegumentis bene conspicuis, tenuibus aut crassis perdurantibus praeditae in familias parvas aut magnas, lubricas, solidas vel rarius cavas consociatae, rarissime solitariae.

1. *Tegumentotenuiores* ELENK.

Membrana tenuis, homogenea vel firma per strata incrassata et nonnumquam irrigulariter discendens sine tegumentis vesiculosis gelatinoso confluens.

Gen. *Chroococcus* (NAEG.) ELENK.: cellulae sphaericae, rarissimae ellipsoidales.

a) *Microfamiliae* ELENK.

Subgen. *Euchroococcus* ELENK.: cellulae sphaericae in familias globosas binis, quaternis vel octonis individuis raro pluribus constitutas, cubicas vel amorphas, consociatae, rarissime solitariae; multiplicatio ad directiones tres.

b) *Macrofamiliae* ELENK.

Subgen. *Eucapsis* (CLEMENTS et SHANTZ) ELENK.: cellulae sphaericae vel subsphaericae, secus tres directiones sub angulo recto divisis, in familias magnas (usque ad 512 cellulas continentes) regulariter cubicas consociatae.

Subgen. *Hydrococcus* (KÜTZ.) ELENK. (*Oncobyssa* AG.): cellulae sphaericae vel rarius ellipticae plerumque regulariter secus lineas rectas vel flexuoso curvatas, vel radiatim, vel sparse dispositae, in familias magnas, interdum e sarcinis cubicis inter se agglutinatis constitutas, consociatae; multiplicatio ad directiones tres.

Subgen. *Chlorogloea* (WILLE) ELENK.: cellulae subsphaericae vel ovales, in directionem unam sese propagantes, in familias magnas, e cellulis, in series radiantes ordinatis, constitutas, consociatae.

2. *Tegumentocrassiores* ELENK.

Membrana crassa, saepe ad instar tegumenti vesiculiformis valde in crassati, non raro distincte stratosa.

Gen. *Gloeocapsa* (KÜTZ.) ELENK.: cellulae sphaericae vel elongatae.

a) *Sphaerocellulae* ELENK.

Subgen. *Eugloeocapsa* ELENK.: strato expanso, amorpho, cellulae globosae membrana crassa, saepe crassissima ad instar tegumenti vesiculiformis, plerumque distincta stratosi, circumdatae, multiplicatio ad directiones tres.

Digitized by Google

Subgen. *Entophysalis* (KÜTZ.) ELENK.: strato crustaceo verrucoso, cellulae rotundatae, membrana elliptica circumdatae, in series brevas ordinatae, multiplicatio ad directiones (?).

Subgen. *Placoma* (SCHOUSB.) ELENK.: strato cavernoso, cellulae subsphaericae, quaternatim dispositae, membrana lata circumdatae, multiplicatio ad directiones (?).

b) *Elongatocellulae* ELENK.

Subgen. *Chondrocystis* (LEMM.) ELENK.: strato loboso, cellulae subsphaericae vel elongatae, tegumentis imo latere crassioribus circumdatae, multiplicatio ad directiones (?).

Subgen. *Gloeothece* (NAEG.) ELENK.: strato gelatinoso amorpho, cellulae cylindraceae, oblongea, multiplicatio ad unam directionem.

Subgen. *Rhabdoderma* (SCHM. et LAUTERB.) ELENK.: strato tenui, membranaceo, uniseriato, cellulae bacilliformes, membrana tenui, fere inconspicua donatae, massa gelinea vix conspicua involutae, multiplicatio ad unam directionem.

Von Einzelheiten wäre erwähnenswert, daß die Genera *Chroothece* und *Zachariasia* von den *Chroococcaceen* auszuschließen sind, da sie echte Chromatophoren besitzen und überhaupt keine Blaualgen sind. Die Gattung *Marssoniella* stellt der Verf., wie schon LEMMERMANN tat, zu den *Chamaesiphoneae*.

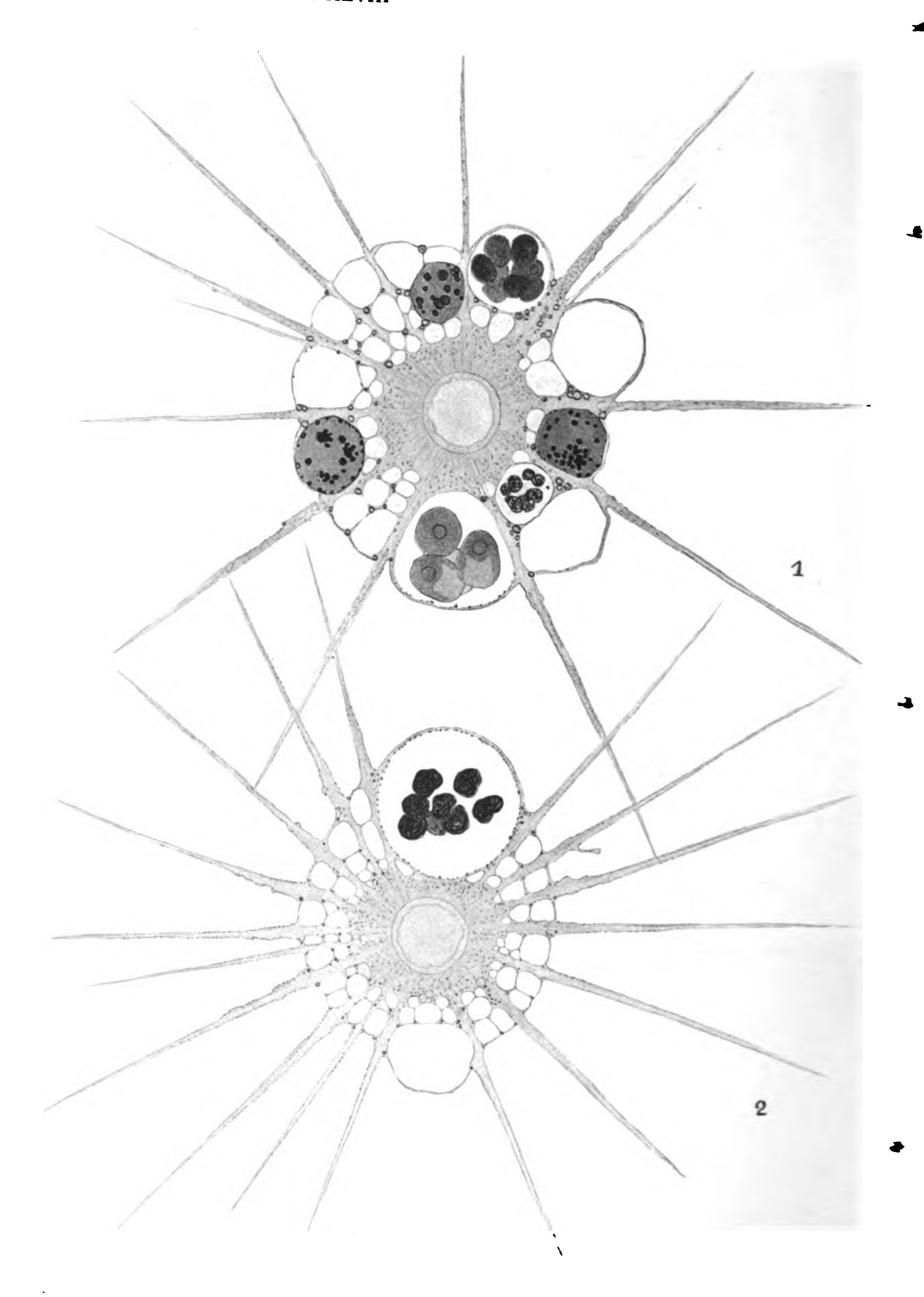
Die Einreihung von *Spirulina* unter die Chroococcaceen beruht auf einem Irrtum, da *Spirulina* wie *Arthrospira* mehrzellig ist.

L. GEITLER, Wien.

G Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

Digitized by Google

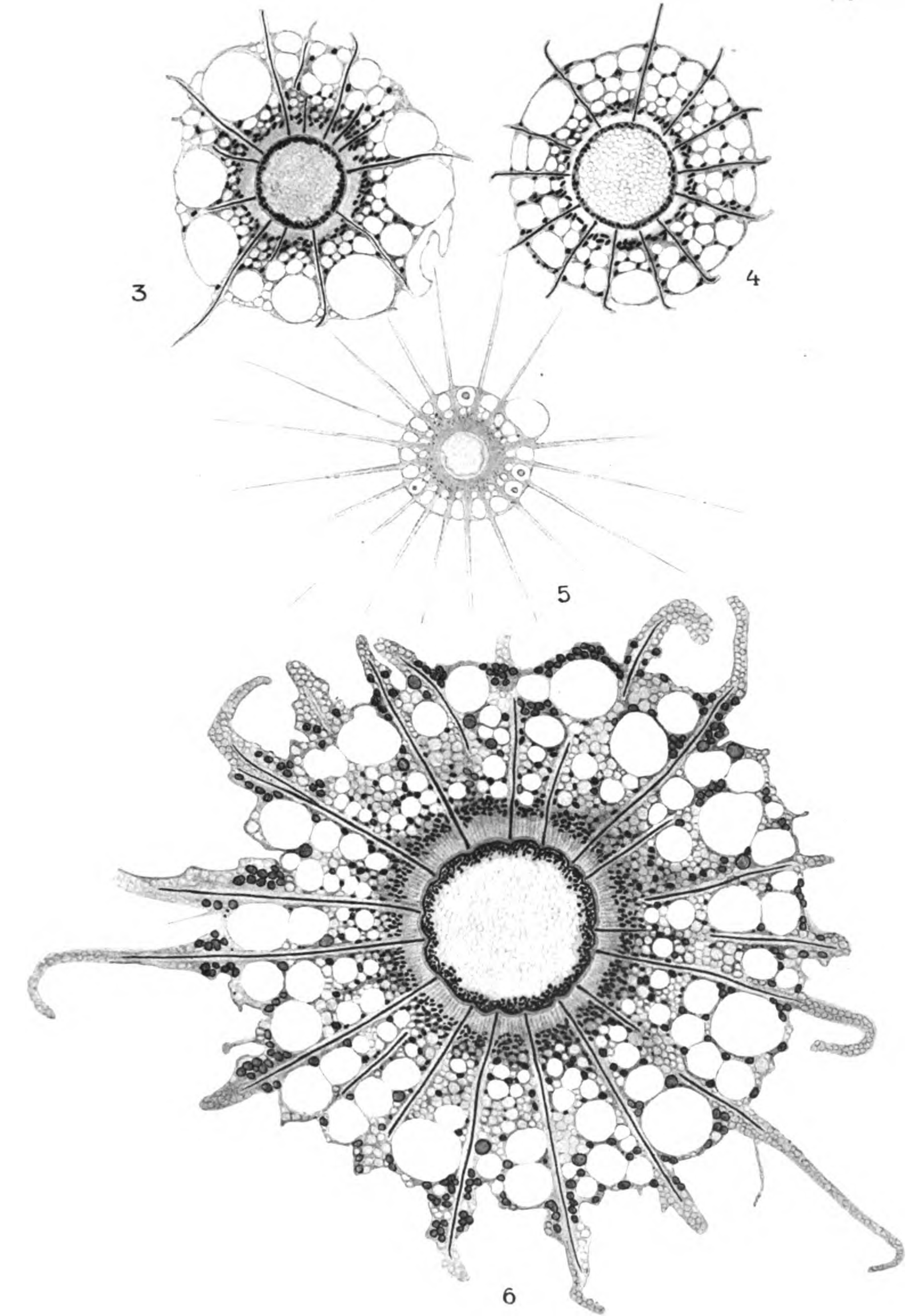
Digitized by Google



Karl Bělař gez.

Verlag von Gusta

Digitized by Google

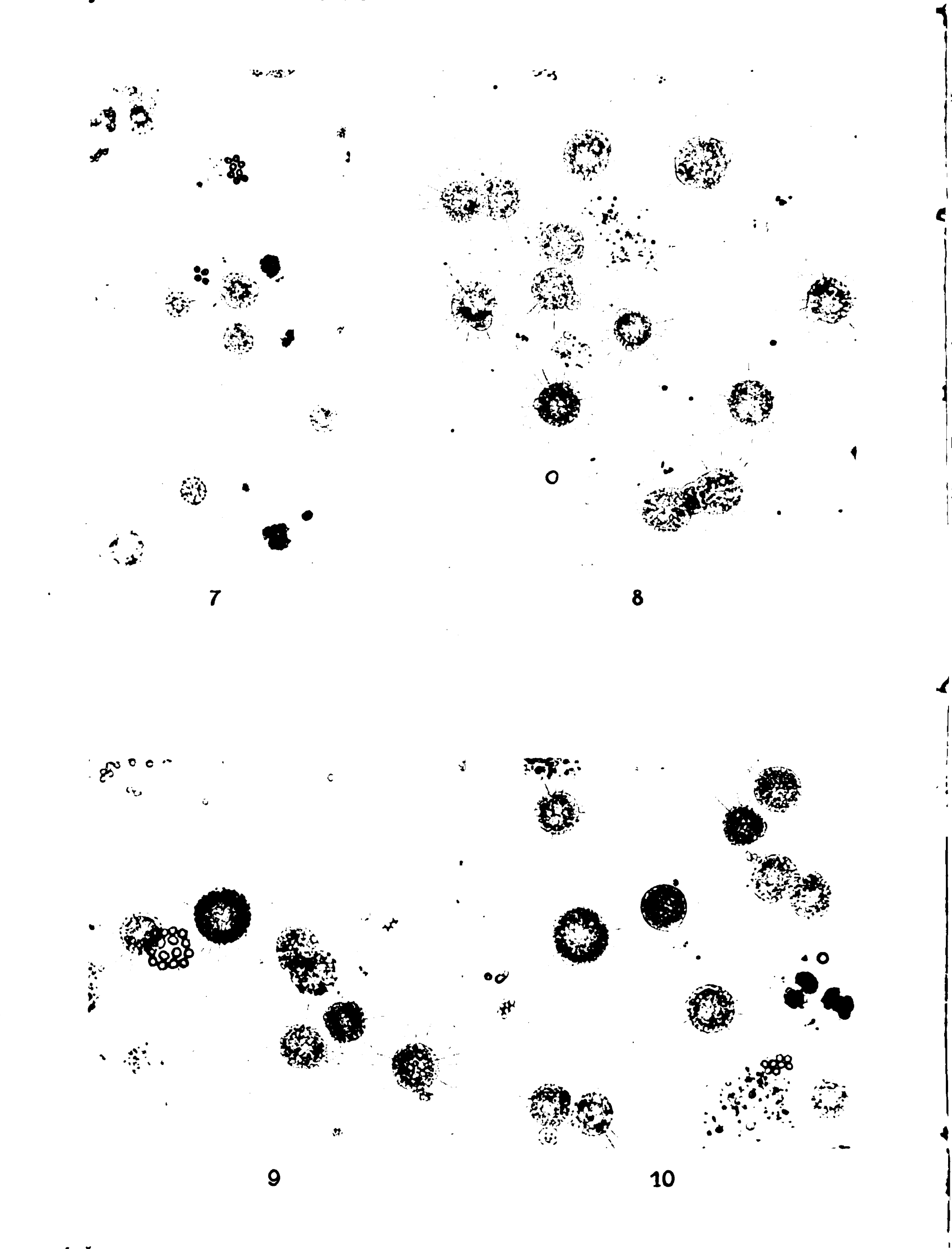


Fischer in Jena. Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

Digitized by Google

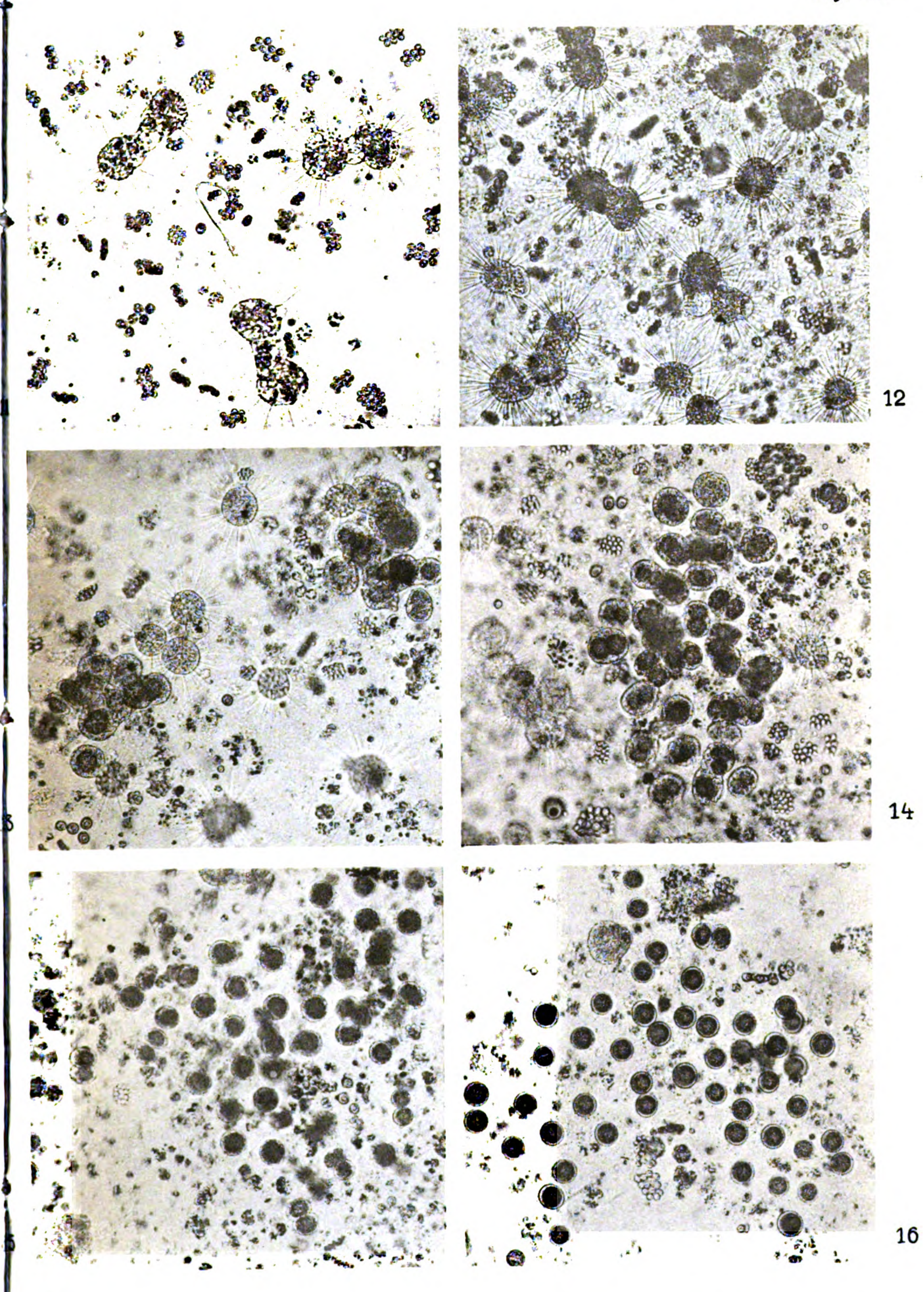
Digitized by Google



Karl Bělař phot.

Verlag von Gustav

Digitized by Google



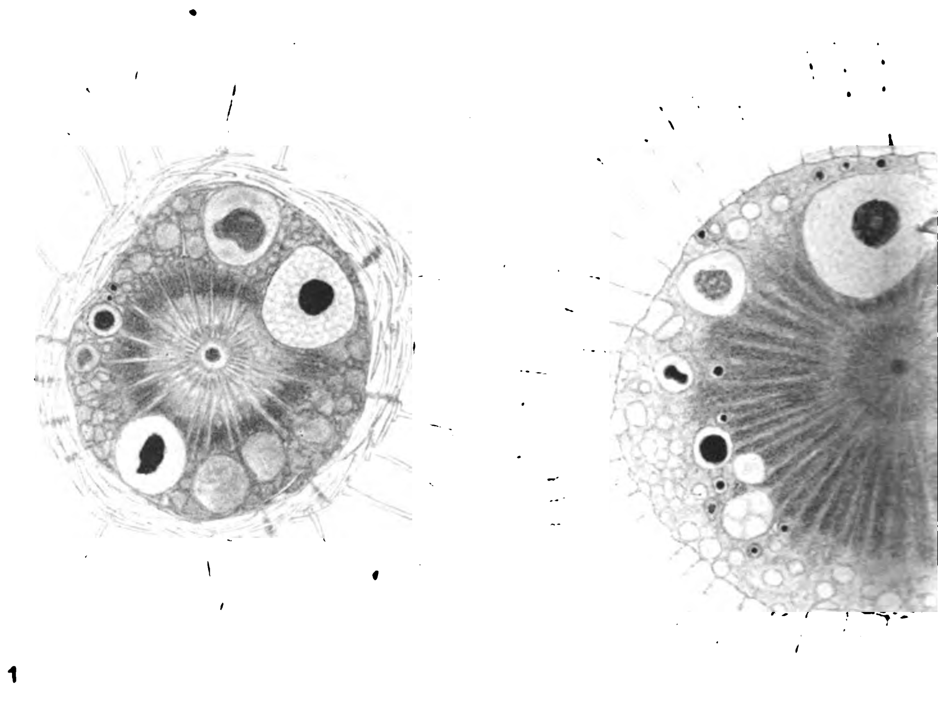
Fi[s]cher in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

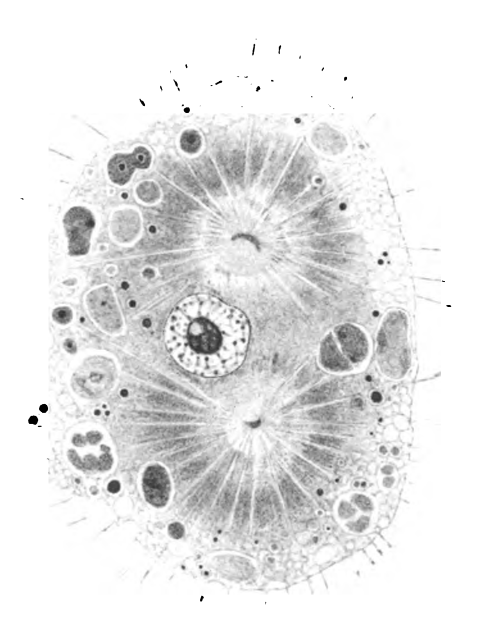
Digitized by Google

Digitized by Google

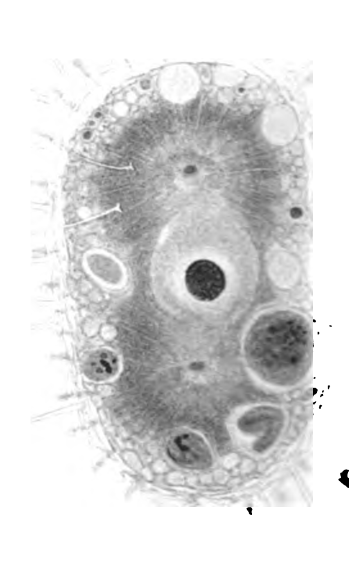
Digitized by Google



1



4



Curt Stern gez.

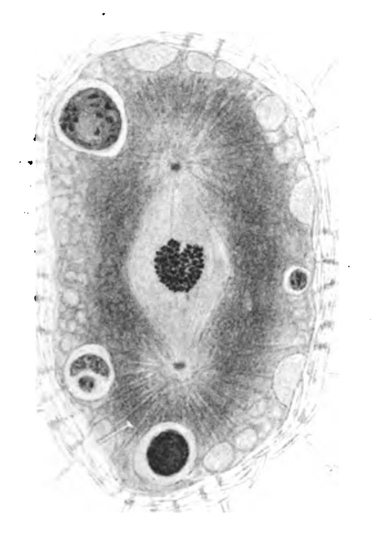
Digitized by Google

Verlag von Gust a

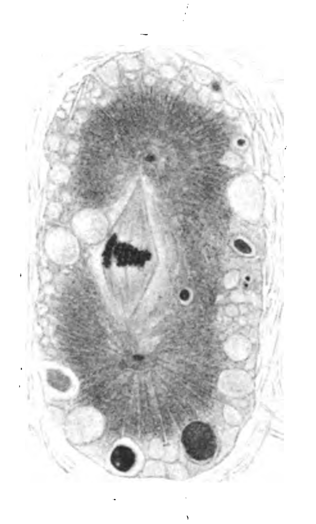
2

3

5



6



7

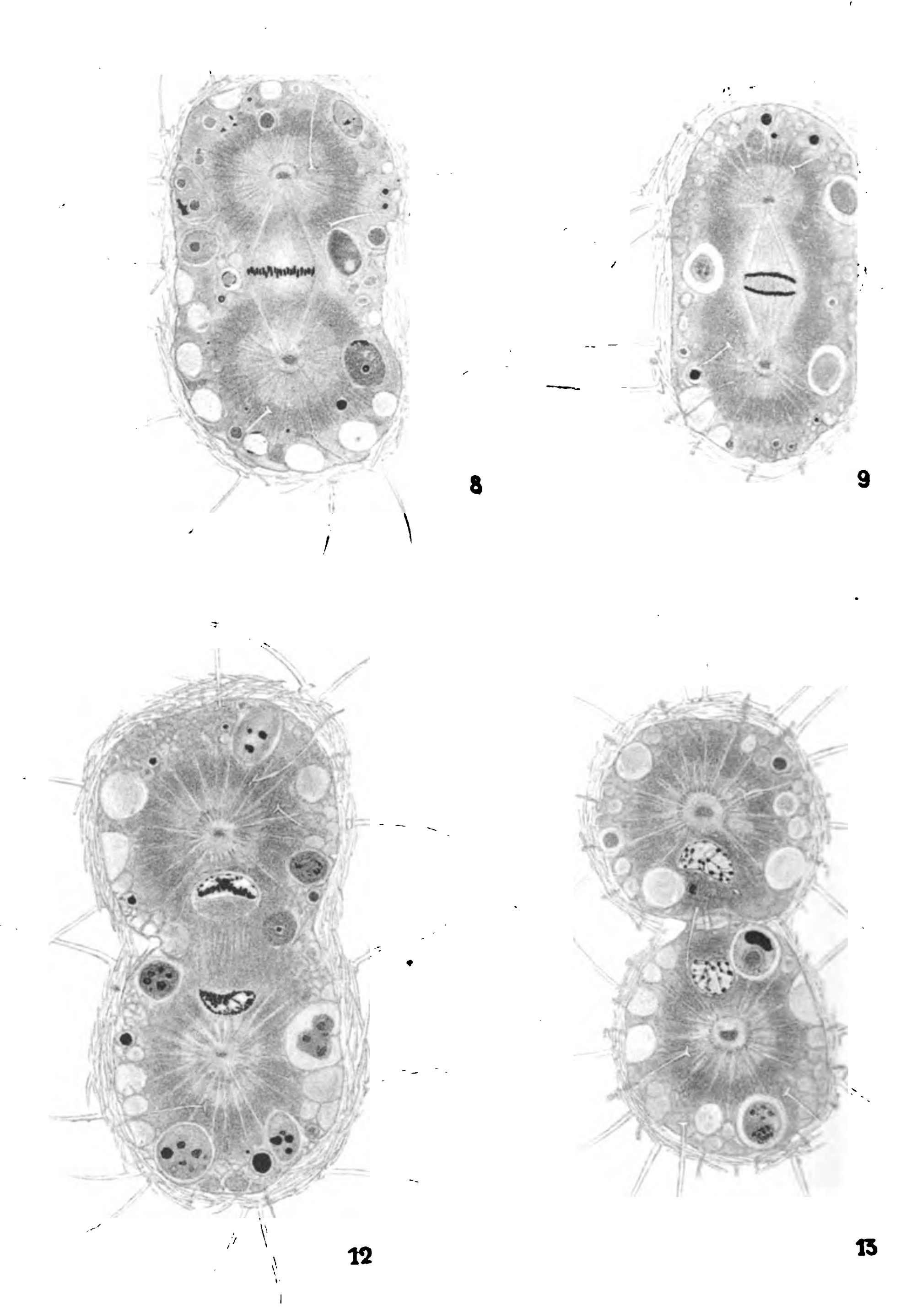
...tav Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

Digitized by Google

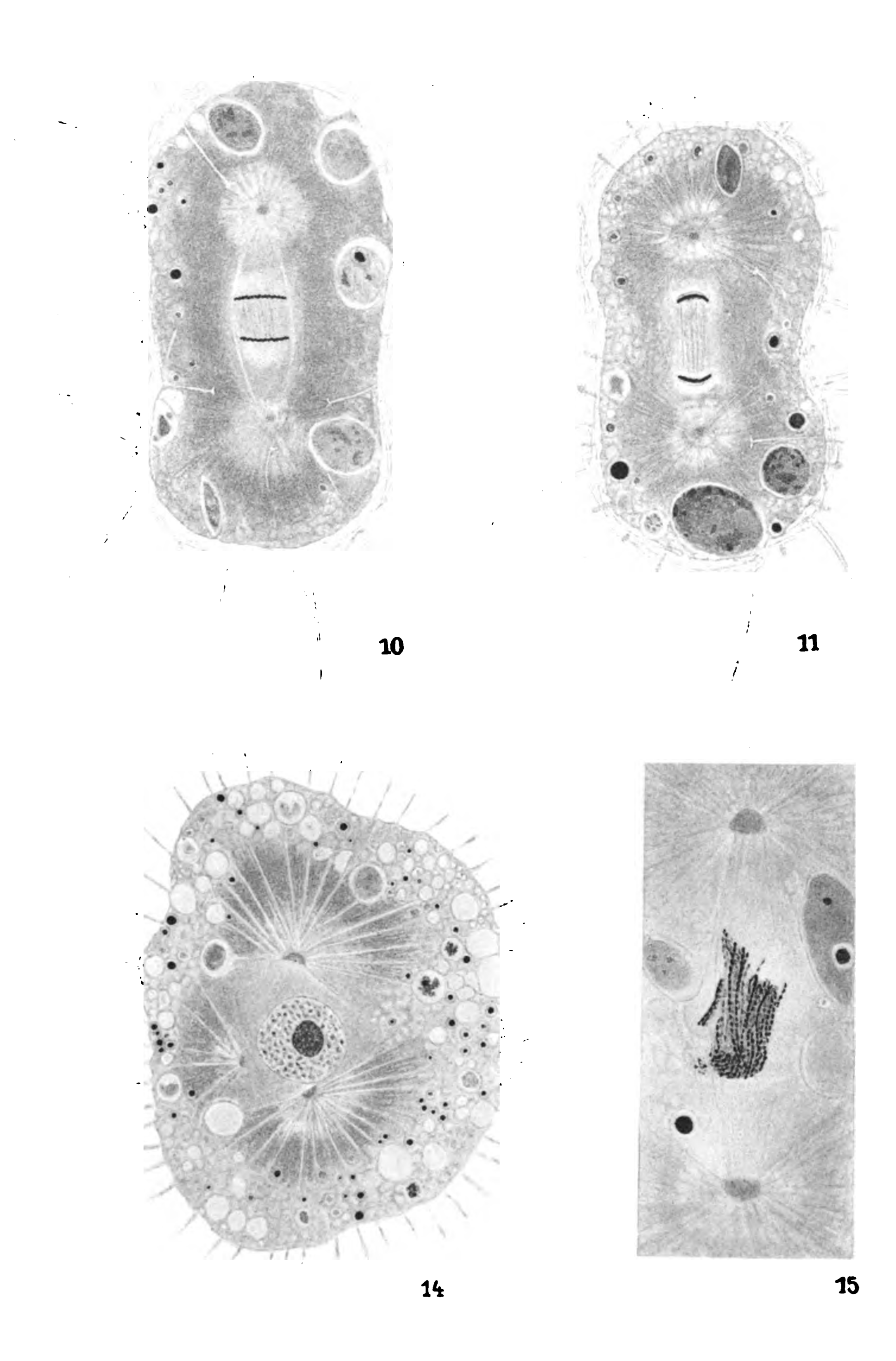
Digitized by Google



Curt Stern gez.

Verlag von Gusta

Digitized by Google



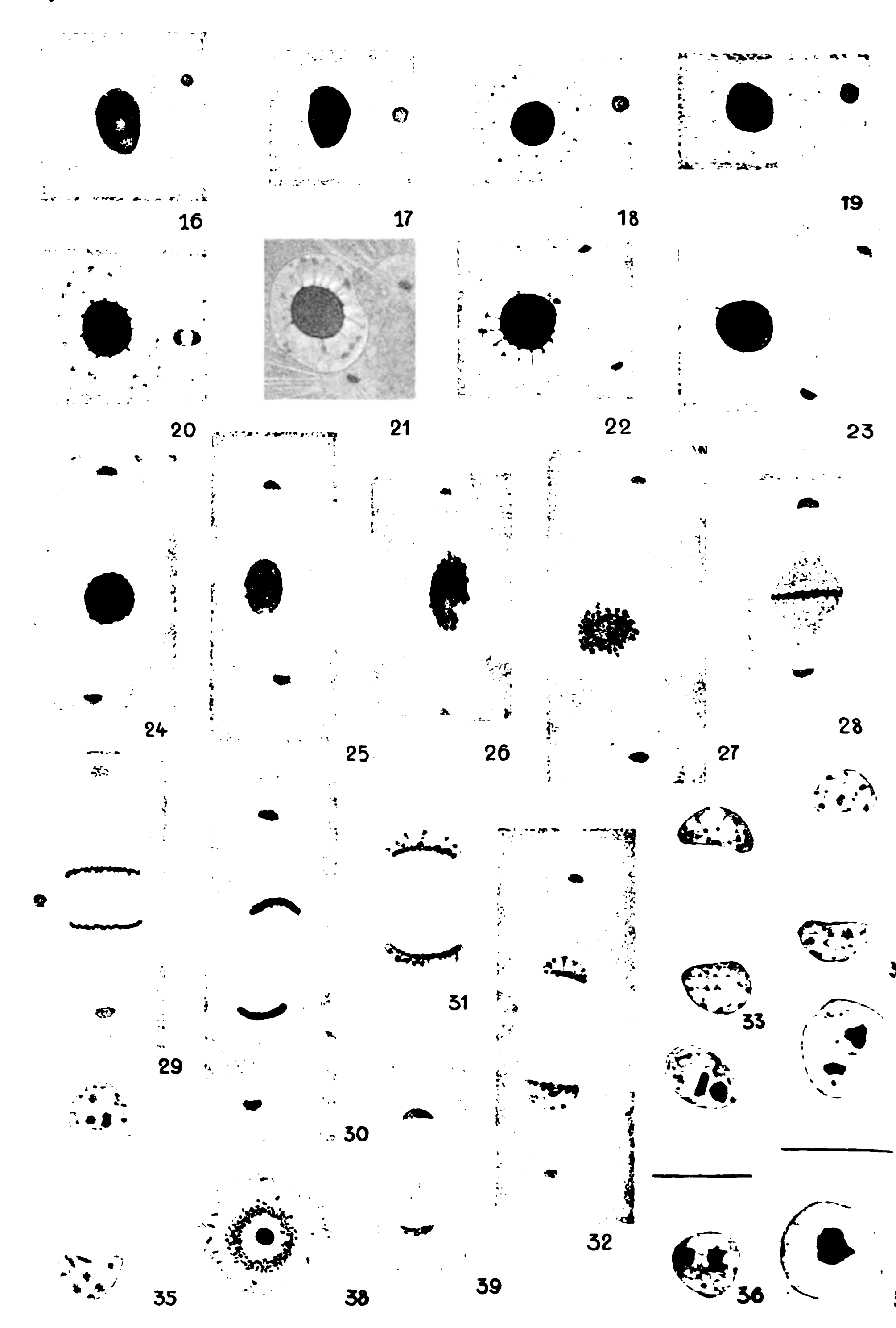
[…]av Fischer in Jena.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

Digitized by Google

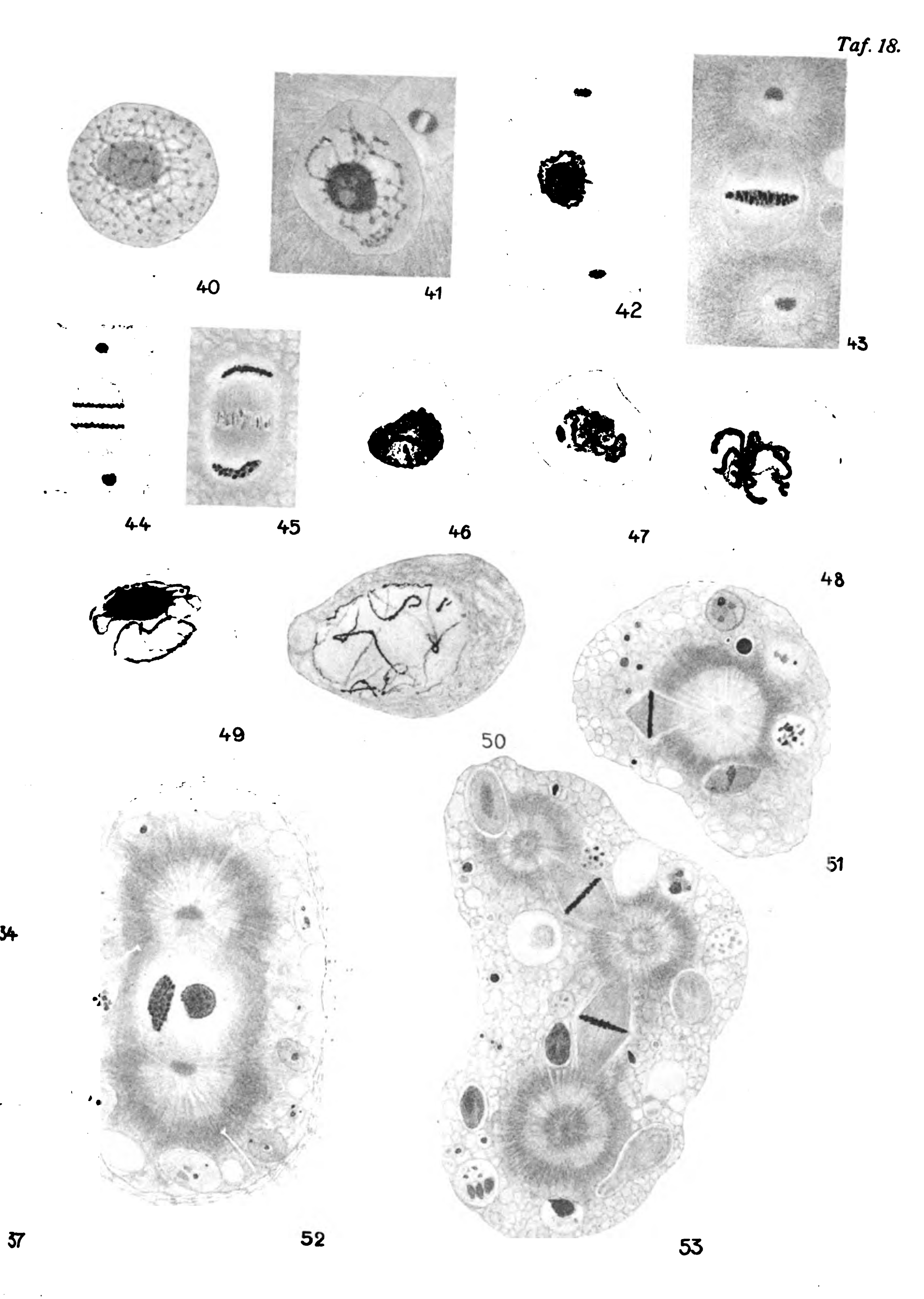
Digitized by Google



Curt Stern gez.

Digitized by Google

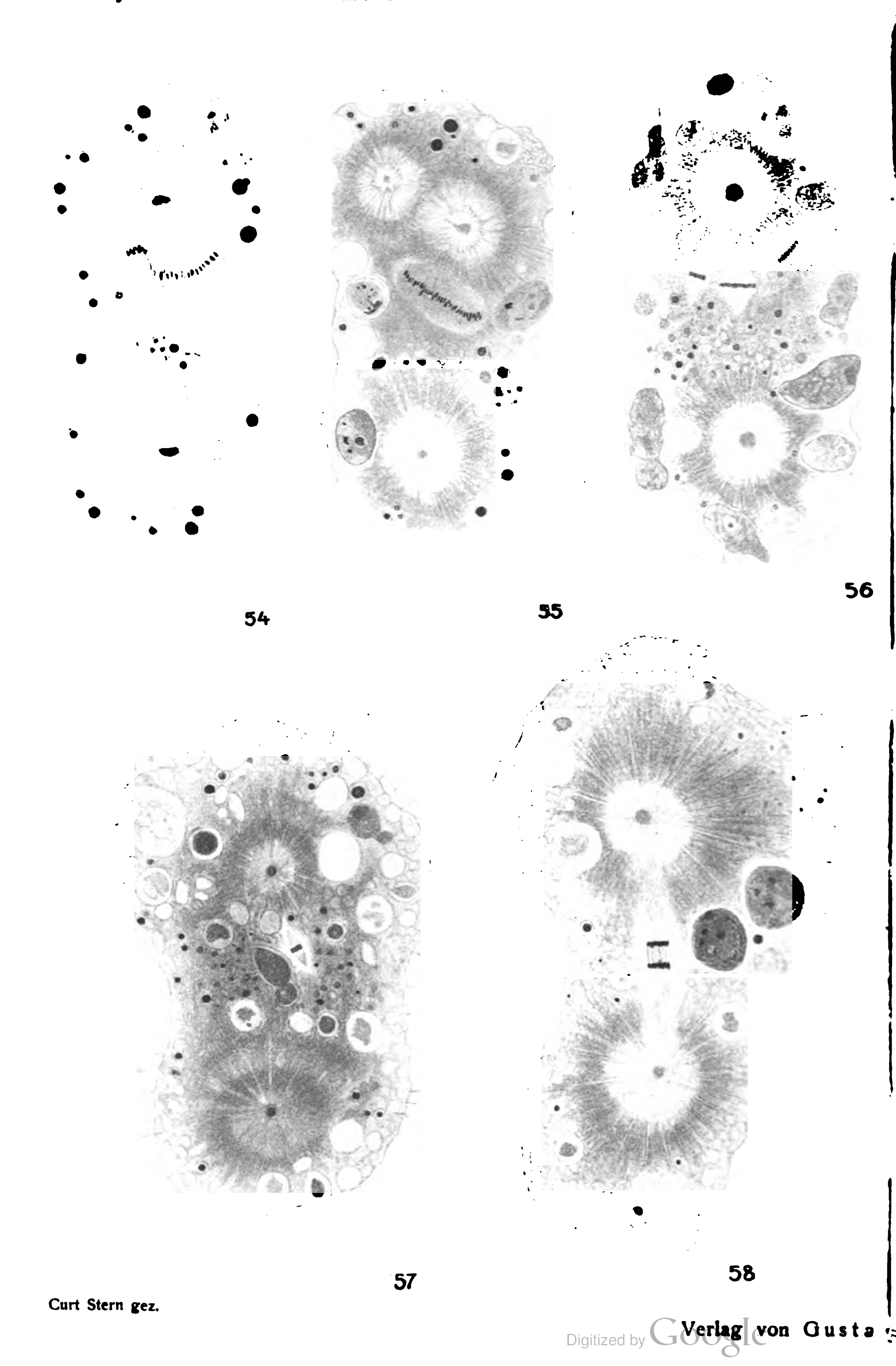
Verlag von Gusta



a' Fischer in Jena.   Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

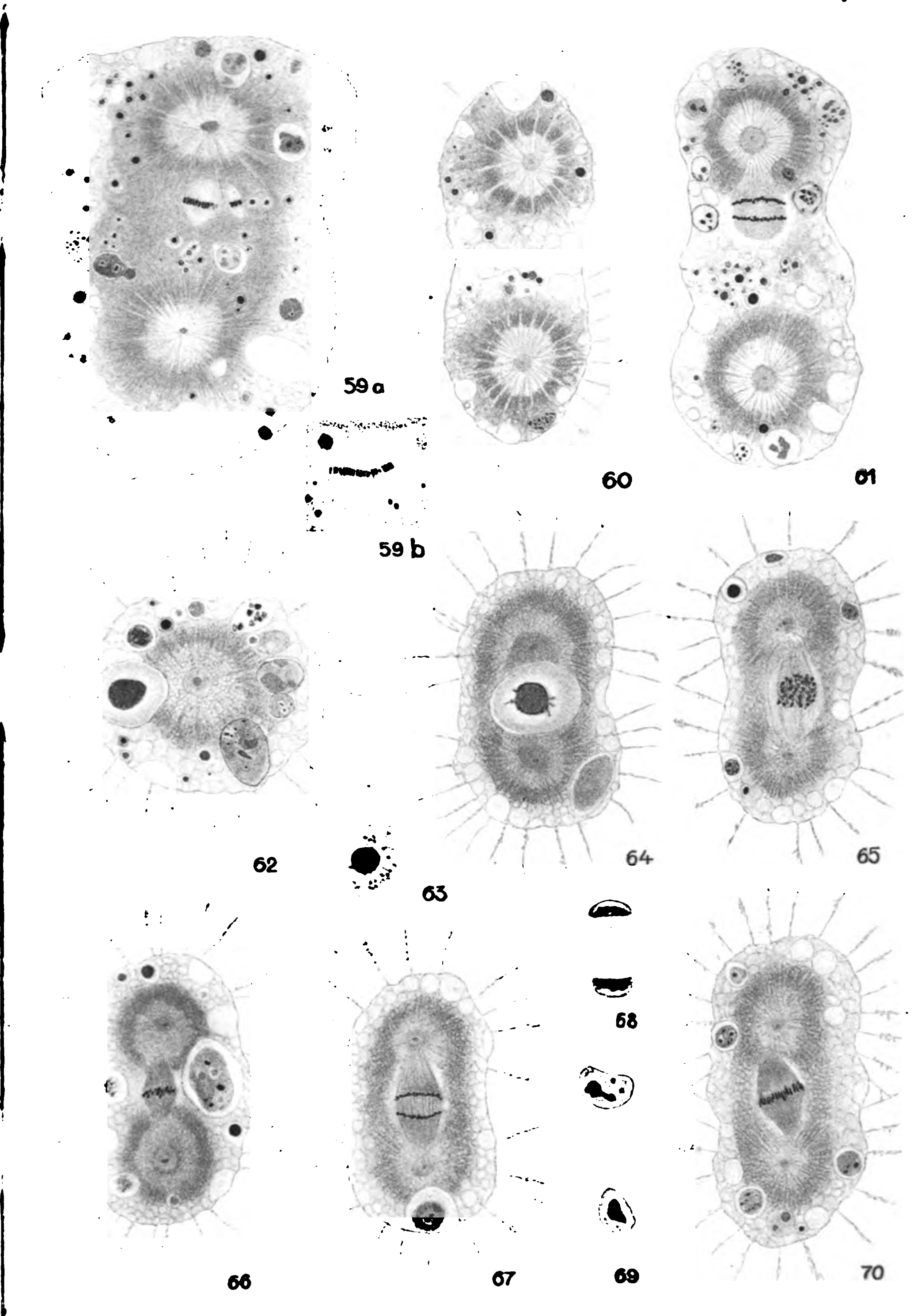
Digitized by Google



Curt Stern gez.

Verlag von Gusta

Digitized by Google



Fischer in Jena.
Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Digitized by Google

Digitized by Google

8^{38}

71.

8^{49}

76.

8^{42}

72.

8^{53}

77.

8^{44}

73.

8^{57}

78.

8^{46}

74.

8^{59}

79.

8^{47} 75.

9^{20} 8

Curt Stern gez.

Lichtdruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Digitized by Google

Digitized by Google

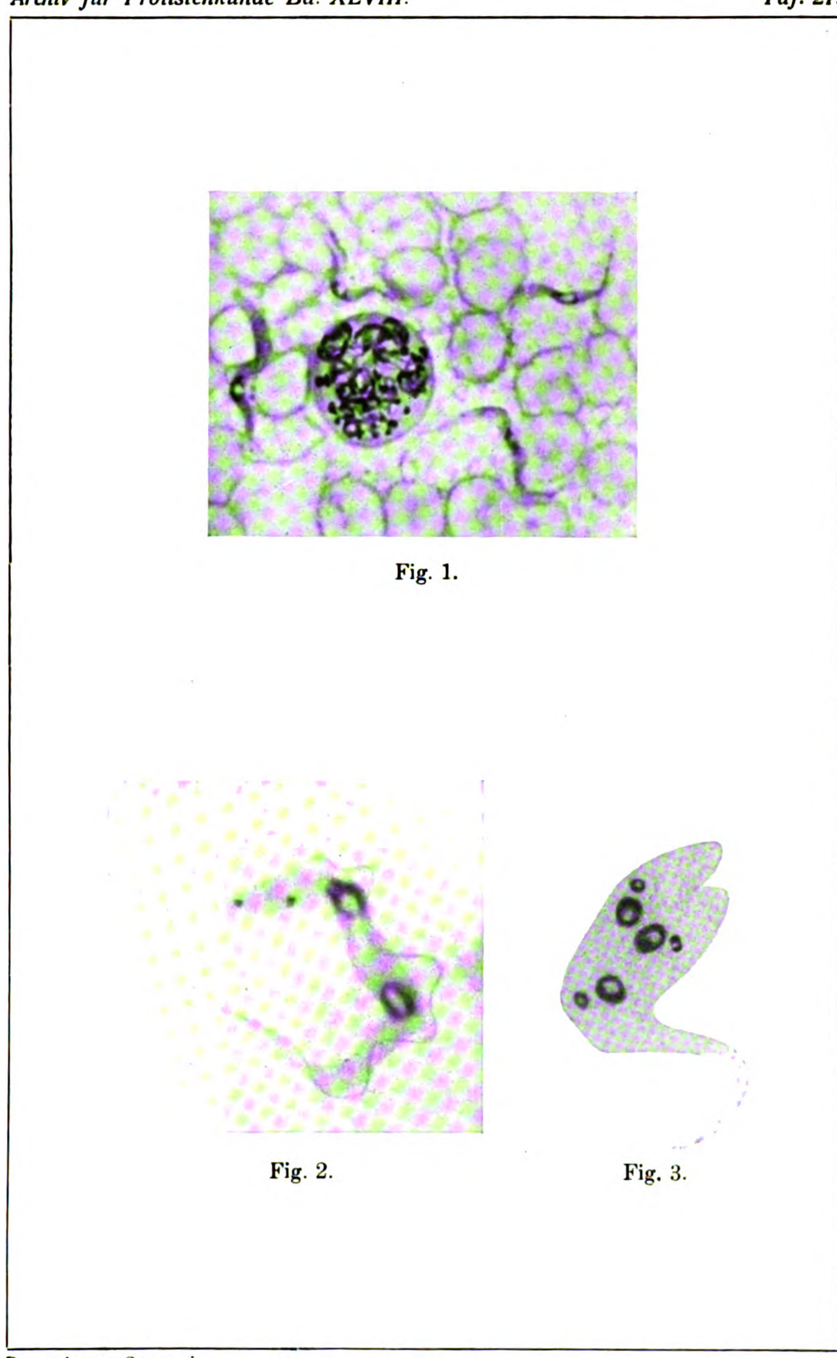


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Bresslau u. Scremin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Digitized by Google

BIOLOGY LIBRARY

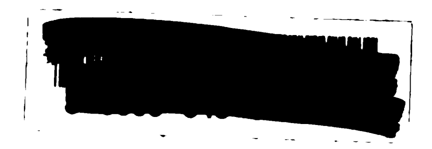
Date Due

JUN 8 1956			
FEB 14 1961			

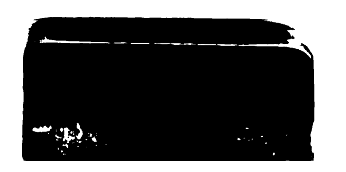
Demco 293-5

Digitized by Google

..OGY LIBRARY


[redacted]





Digitized by Google


ALF Collections Vault
3 0000 092 290 927
Digitized by Google